

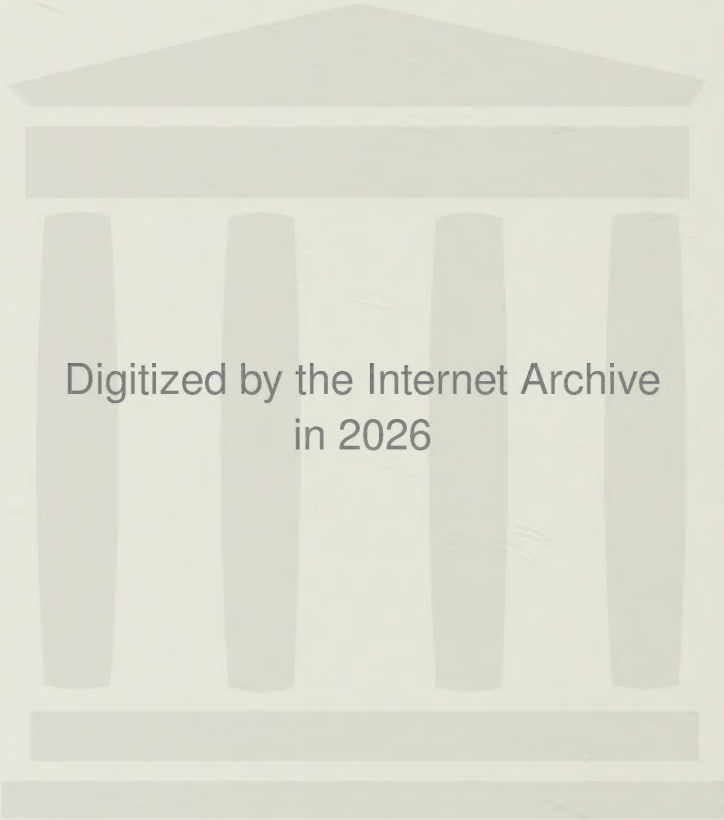
Aus dem Veterinär-Anatomischen Institut
der Justus Liebig-Universität Gießen

Lichtmikroskopische, elektronenmikroskopische
und enzymhistochemische Untersuchungen an der
Großhirnrinde von Rind, Schaf und Ziege

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
bei dem Fachbereich Veterinärmedizin
der Justus Liebig-Universität Gießen

Eingereicht von
Gerhard Hummel
Tierarzt aus Schönlanke

Gießen 1973



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Aus dem Veterinär-Anatomischen Institut
der Justus Liebig-Universität Gießen

Lichtmikroskopische, elektronenmikroskopische
und enzymhistochemische Untersuchungen an der
Großhirnrinde von Rind, Schaf und Ziege

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
bei dem Fachbereich Veterinärmedizin
der Justus Liebig-Universität Gießen

Eingereicht von
Gerhard Hummel
Tierarzt aus Schönlanke

Gießen 1973

Mit Genehmigung des Fachbereichs Veterinärmedizin in Gießen

Dekan: Prof. Dr. M. Frimmer

Berichterstatter: Prof. Dr. H. Goller



Tag der mündlichen Prüfung: 10. Dezember 1973

Mit dankenswerter Unterstützung durch die Deutsche
Forschungsgemeinschaft

Meiner Mutter in Dankbarkeit

I. Einleitung und Literaturübersicht	1
II. Material und Methode	4
A. Lichtmikroskopie	4
B. Elektronenmikroskopie	5
C. Enzymhistochemie	
III. Ergebnisse	11
A. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungsbefunde	11
1. Lamina zonalis	13
2. Lamina granularis externa	15
3. Lamina pyramidalis externa	21
4. Lamina granularis interna	26
5. Lamina pyramidalis interna	29
6. Lamina multififormis	32
B. Enzymhistochemische Untersuchungsbefunde	38
1. Alkalische Phosphatase	38
2. Saure Phosphatase	39
3. Unspezifische Esterase	39
4. Adenosintriphosphatase	43
5. Cytochromoxidase	46
6. Succinatdehydrogenase	46
7. Monoaminoxidase	46
IV. Diskussion	
A. Lichtmikroskopie	48
B. Elektronenmikroskopie	55
C. Enzymhistochemie	59
V. Zusammenfassung	71
VI. Literaturverzeichnis	72

I. Einleitung und Literaturübersicht

Der unterschiedliche Bau der Großhirnrinde des Menschen wurde bereits 1782 von GENNARI und später von VIQU d'AZYR (1786) am Beispiel des Rindengraues am Okzipitalpol beschrieben. Mit MEYNERT (1867) begann die Einteilung des Cortex beim Menschen in zunächst fünf Schichten. In Anlehnung an BEVAN LEWIS (1878), BETZ (1881), GOLGI (1894), HAMMARBERG (1895), CAMPBELL (1905) u.a. schlug BRODMANN (1904, 1906, 1909) zusammen mit O. VOGT (1905) u.a. die Unterteilung der Großhirnrinde in sechs Zellschichten vor. C. und O. VOGT (1919), ROSE (1926), VON ECONOMO (1925, 1927) haben mit ihren grundlegenden Arbeiten wesentlich zur Kenntnis der Architektur der Großhirnrinde beigetragen und eine Unterteilung in zahlreiche Rindenfelder ermöglicht. Sie kann nach der Schichtung unterteilt werden in den isotypischen Neocortex, bei dem die Sechsschichtung erhalten bleibt und in den allotypischen Neocortex, bei dem es dagegen zu einer Umbildung des Sechsschichtentypus durch Schichtenvermehrung oder -verminderung kommt. Der Neocortex insgesamt nimmt bei den hochentwickelten Mammaliern den größten Teil der Rindenoberfläche ein (Hund 84 %, Mensch 96 %), bei phylogenetisch nieder stehenden Tieren etwa die Hälfte (Kaninchen 44 %, Igel 68 %; nach SARKISSOW, 1967). Der verbleibende Rest stellt den phylogenetisch älteren Allocortex dar.

Beispiele für den allotypischen Neocortex sind die motorische und die Sehrinde. Die motorische Rinde des Gyrus praecruciatatus besteht aus fünf Schichten, da die innere Körnerschicht durch den Vorgang der "Verpyramidisierung" (VON ECONOMO, 1925) verlorenggeht. Die Körnerzellen der Lamina granularis externa nehmen ebenfalls pyramidenförmige Gestalt an, so daß die motorische Rinde fünfschichtig ist und einen "agranulären" Charakter besitzt. Die Sehrinde des Okzipitalpols fällt durch die mächtige Entwicklung der äußeren und vor allem der inneren Körnerschicht auf, so daß hier von einer "Verkörnelung" der Rinde gesprochen werden

kann. Die IV. Schicht kann in zwei oder drei Unterschichten geteilt sein (z. B. Primaten, Kaninchen, Katze, Hund), so daß das Bild eines "granulären oder Koniocortex" entsteht.

Die Gesamtstruktur des Cortex cerebri setzt sich zusammen aus der Zyto-, Myelo-, Glio- und Angioarchitektonik. Jüngerer Ursprungs ist die "Chemoarchitektonik" (SCHARRER und SINDEN, 1949; zit. nach ORTMANN), die sich mit der chemischen Organisation der Nervenzellen befaßt, um so "die funktionellen Leistungen des Gehirns zu den Organstrukturen und ihrer chemischen Beschaffenheit in Beziehung zu setzen" (SCHIEBLER, 1962). Seit der grundlegenden Arbeit von PALAY und PALADE (1955) über die Ultrastruktur des Nervengewebes eröffnet die Elektronenmikroskopie ein weites Betätigungsfeld.

Die Zytoarchitektonik der Großhirnrinde der Wiederkäuer wurde bisher nur von wenigen Autoren untersucht. KÖPPEN und LÖWENSTEIN (1905) teilten die im Frontallappen gelegene motorische Rinde von Schaf und Ziege in vier und die Sehrinde des Okzipitalpols in fünf Schichten ein. BRODMANN (1906) unterschied sechs Schichten in der Sehrinde bei Schaf und Ziege. KING (1911) beschrieb die Abgrenzung der motorischen Rinde des Schafes gegenüber den benachbarten Rindenarealen auf Grund ihrer Zytoarchitektonik, während SIMPSON und KING (1911) und BAGLEY (1921) die Lokalisation dieses Rindenfeldes beim Schaf reizphysiologisch bestimmten. RAWITZ (1926) gab nur eine ungenaue Beschreibung der Rinde des Okzipital-, Frontal- und Parietallappens des Schafes, indem er die Großhirnrinde nur in ein "subpiales Netz" und eine anschließende "Ganglienzellschicht" unterteilte, deren Zellen markwärts an Größe zunehmen. ROSE (1942) fertigte als erster eine Hirnkarte des Schafcortex an und unterschied sieben Schichten. Die Physiologen BELL und LAWN (1956) beschrieben die Ausdehnung der motorischen Rinde der Ziege an Hand von reizphysiologischen Versuchen. Eine entsprechende Arbeit über die Zytoarchitektonik der Großhirnrinde des Rindes wurde meines Wissens bisher noch nicht angefertigt.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Feinbau des Cortex cerebri, wie sie an kleineren Laboratoriumstieren von zahlreichen Autoren vorgenommen wurden - z. B. WOLFF (1965) bei Ratte und Kaninchen, BLACKSTADT (1967), PETERS et al. (1968, 1970) bei der Ratte, GAREY (1970) bei Affe und Katze und KAISERMAN-ABRAMOFF und PETERS (1972) bei der Katze - sind bei den Wiederkäuern noch nicht beschrieben worden.

Auch die Ultrastruktur der Synapsen im Rindengrau der Wiederkäuer wurde elektronenmikroskopisch noch nicht untersucht, während diese von GRAY (1959), De LORENZO (1961), De ROBERTIS (1962), JONES und POWELL (1969) bei der Ratte, VAN DER LOOS (1963, 1965) beim Kaninchen sowie BARRANTES und LUNT (1970) u.a. bei der Maus vorgenommen wurde.

Die licht- und elektronenmikroskopisch erkennbare Verteilung verschiedener hydrolysierender und oxidierender Enzyme in der Großhirnrinde wurde von zahlreichen Autoren bei unterschiedlichen Kleintieren untersucht, wie z. B. von MEATH und POPE (1950), HESS und POPE (1959), TEWARI und BOURNE (1962), NAIDOO (1962), TORACK und BARNETT (1963, 1964), BERNSOHN et al. (1966) bei der Ratte, SHIMIZU (1950), SHIMIZU und MORIKAWA (1957) bei Maus, Ratte, Kaninchen und Meerschweinchen, ROBINS et al. (1956), GRIMMER (1961) beim Totenkopffäffchen, FRIEDE (1960), FELGENHAUER und STAMMLER (1962), FELGENHAUER (1963) beim Meerschweinchen, COIMBRA und TAVARES (1964) beim Kaninchen und SHANTA et al. (1968) bei Ratte und Totenkopffäffchen. Vergleichende Untersuchungen am Cortex cerebri der Wiederkäuer über die Enzymhistochemie fehlen bisher.

Aus der Literatur geht hervor, daß bei unseren Hauswiederkäuern bisher nur lichtmikroskopische Untersuchungen der Großhirnrinde von Schaf und Ziege durchgeführt wurden. Es sollen deswegen mit nachfolgenden Untersuchungen die Zytoarchitektonik der Großhirnrinde von Rind, Schaf und Ziege nach licht-, elektronen- und enzymhistochemischen Kriterien dargestellt werden.

II. Material und Methode

Die Gehirne von sechs Rindern, sechs Schafen und zehn Ziegen beiderlei Geschlechts wurden untersucht. Nach Entbluten der Tiere in Chloralhydratnarkose wurden die Gehirne entweder sofort entnommen und in 5%igem Glutaraldehyd fixiert oder erst nach vorhergehender Perfusionsfixierung mit Formalin bzw. 2,5%igem Glutaraldehyd weiterbehandelt. Von einem frisch getöteten Rind wurden Gewebestückchen aus der Großhirnrinde in Ringerlösung bzw. Glutaraldehyd mit unterschiedlicher Konzentration (1,5 % und 5,0 % sowie 6,25 %) verbracht, um die optimalen Bedingungen für die ATPase-Reaktion zu erhalten. Aus folgenden Rindenabschnitten (Abb. 1) wurden ungefähr 10-20 mm große Blöckchen entnommen und in 10 μ starke Transversal- und Sagittalschnittserien zerlegt:

- a) Sehrinde (Area 17 nach Brodmann) des Okzipitallappens aus dem Bereich des Sulcus entolateralis als Beispiel für den "granulären Rindentypus";
- b) motorische Rinde (Area 4 nach Brodmann) des Frontallappens vom Gyrus praecruciatatus als Beispiel für den "agranulären Rindentypus";
- c) Schläfenlappen (Area 20 - 22 nach Brodmann) aus dem Bereich der zweiten und dritten Temporalwindung als Beispiel für den "granulären Rindentypus".

A. Lichtmikroskopie

Für die lichtmikroskopischen Untersuchungen wurden die formalin- bzw. glutaraldehydfixierten Proben in Paraplast eingebettet und die Schnitte nach folgenden Methoden gefärbt: Nissl-Färbung, HE-Färbung, Markscheidenfärbung mit Luxol-Fast-Blue nach KLÜVER und BARRERA, Luxol-Fast-Blue kombiniert mit Trichrom nach GOLDNER (FLEISCHHAUER, 1960) sowie die Silberimprägnierung nach BODIAN und nach GOLGI-BUBENAITE.

B. Elektronenmikroskopie

Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden die frisch entnommenen Gewebestücke in gepuffertem 5%igem Glutaraldehyd fixiert und in 0,1 mol Cacodylatpuffer pH 7,2 mit 7 % Sucrose (SABATINI, BENSCH und BARNETT, 1963) gewaschen. Anschließend wurden sie drei Stunden mit 3%iger Osmiumsäure in 0,3 mol K-Phosphatpuffer pH 7,2 nachfixiert, dehydriert und in Epon eingebettet. Zur Übersicht wurden Semidünnschnitte mit dem Ultramikrotom OMU 2 (Reichert) hergestellt und mit 2,5%igem Toluidinblau mit 1 % Borax gefärbt. Die Ultradünnschnitte wurden mit 5%iger wässriger Uranylacetat- und 1%iger Bleizitratlösung nachkontrastiert und im EM 9 S Zeiss untersucht.

C. Enzymhistochemie

a) Alkalische Phosphatase: Das Material wurde mit 2,5%igem Glutaraldehyd, gepuffert mit 0,2 mol Na-Phosphatpuffer pH 7,3, perfundiert, für 6 Stunden in frische, gepufferte Glutaraldehydlösung verbracht und anschließend in 0,1 mol Cacodylatpuffer pH 7,2 überführt. Das Gewebe wurde mit dem Gefriermikrotom in 15 μ dicke Schnitte zerlegt, die nach der Methode von HUGON und BORGERS (1966 a) in folgendem Medium inkubiert wurden:

2,0 ml Tris-Maleatpuffer 0,2 mol, pH 9,0

2,0 ml Na- β -Glycerophosphatlösung 1,25 %

1,3 ml $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ 1 %

End-pH 9,0

Für die lichtmikroskopischen Untersuchungen betrug die Inkubationsdauer 5 und 10 Minuten bei Zimmertemperatur. Die Kontrollschnitte wurden mit substratfreiem Medium behandelt. Anschließend wurden die Schnitte in 0,05 mol Na-Acetatpuffer pH 5,0 mit 7,5 % Sucrose und 4 % Formalin in 1%iger Essigsäure und zuletzt in vorher beschrie-

benem Acetatpuffer gespült. Sie wurden mit Ammoniumsulfidlösung behandelt und in Glyceringelatine eingelegt.

Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden die 50 μ dicken Gefrierschnitte 10 Min. bei 4° C inkubiert. Anschließend wurden sie wie oben beschrieben behandelt, 1 Std. in 1 %iger Osmiumsäurelösung nachfixiert und teilweise mit 5 %igem Uranylacetat nachkontrastiert.

- b) Saure Phosphatase: Zum Nachweis der s.P. wurde das Gewebe 4 Std. in 5 %igem Glutaraldehyd, gepuffert mit 0,1 mol Na-Cacodylatpuffer pH 7,2, fixiert und anschließend in dem gleichen Puffer mit Zusatz von 7 % Sucrose mindestens 2 Std. gespült. Der Nachweis erfolgte nach der Methode von MILLER und PALADE (1964). Die Inkubationslösung bestand aus folgenden Bestandteilen:

0,12 g $Pb(NO_3)_2$ in 100 ml 0,05 mol Na-Acetatpuffer,
pH 5,0 mit 7,5 % Sucrose (0,22 mol)
10 ml 3 %ige Na- β -Glycerophosphatlösung
End-pH 5,0

Für die lichtmikroskopische Untersuchung betrug die Inkubationsdauer 30 Min. bei Zimmertemperatur. Die Kontrollschnitte wurden mit glycerophosphatfreiem Medium behandelt. Die weitere Behandlung der Schnitte erfolgte wie bei der alkalischen Phosphatase.

Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden die 50 μ dicken Gefrierschnitte 10 Min. bei Zimmertemperatur inkubiert. Sie wurden in Na-Acetatpuffer (0,05 mol pH 5,0) mit 7,5 % Sucrose und 4 % Formalin in 2 % Essigsäure und zuletzt in vorhergehendem Acetatpuffer gespült. Die Nachfixierung erfolgte in 1 %iger Osmiumsäurelösung, die Nachkontrastierung mit 5 %igem Uranylacetat.

c) Adenosintriphosphatase (ATPase): Nach Perfusionsfixierung mit 1,5 und 2,5 sowie 5,0 und 6,25%igem Glutaraldehyd, gepuffert mit 0,1 mol Cacodylatpuffer pH 7,2, sowie der 4-stündigen Fixierung frisch entnommenen Materials in den gleichen Fixierungsflüssigkeiten wurde mit oben angegebenen Puffer, dem 7 % Sucrose zugesetzt wurde, gespült. Die Mg^{++} - (Mg^{++} - Na^{+} - K^{+}) und Ca^{++} -aktivierbare ATPase wurde mit dem Wachstein-Meisel-Medium, modifiziert nach FARQUHAR und PALADE (1966), das folgende Bestandteile enthielt, nachgewiesen:

1. Medium (a): 0,83 mmol ATP; 10 mmol $MgSO_4$; 80 mmol Tris-Maleat-Puffer pH 7,2; 2,4 mmol $Pb(NO_3)_2$; End-pH 7,2;
2. Medium (a) mit Zusatz von 0,1 mol NaCl und 20 mmol KCl;
3. Medium (a), $MgSO_4$ wurde durch 5 mmol $CaCl_2$ ersetzt;
4. Medium (a), ATP wurde durch äquimolare Konzentrationen von Na- β -Glycerophosphat ersetzt;
5. Medium (a) ohne $MgSO_4$, um Spontanhydrolysen auszuschließen;
6. Medium (a) ohne ATP zur Kontrolle.

Die 10 μ dicken Gefrierschnitte wurden für die lichtmikroskopischen Untersuchungen von 10 Minuten bei 4° C bis 45 Minuten bei 37° C inkubiert. Anschließend wurden sie mit Aqua dest. gespült, mit Ammoniumsulfidlösung behandelt und in Glyceringelatine eingedeckt.

Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden die 50 μ dicken Gefrierschnitte nach der Inkubation in Aceton-Veronal-Puffer pH 7,4 mit 7 % Sucrose gespült und 45 Minuten in 1%iger Osmiumsäurelösung nachfixiert. Die Dünnschnitte wurden teilweise in 5 % wässrigem Uranylacetat nachkontrastiert.

Zusätzlich wurden Nativschnitte, die in Ringerlösung aufbewahrt wurden, inkubiert, sowie bei einigen Schnitten die Bleikonzentration auf die Hälfte reduziert.

Das Spinalganglion eines 2 Tage alten Kätzchens wurde in 1,5%igem Glutaraldehyd 30 Minuten fixiert und 10 bzw. 20 Minuten bei Zimmertemperatur inkubiert.

Versuchsanordnung

	Glutarald. Konz. %	Perfusions- u. Fix.-Dauer	Inkubat.- Dauer	Inkub. Temp.	Pb-Konz. (mmol)
1.	1,5 1,5	30 (10) 30 (10)	10 20	4 Zt	2,4 2,4
2.	2,5 2,5	60 (10) 60 (10)	10,20 10,20	Zt Zt	2,4 1,2
3.	5,0	20 (10)	10,20,30	Zt	2,4
4.	5,0	4 Std.	10,20,30	Zt	2,4
5.	6,25	90 (10)	10,20	Zt	2,4
6.	6,25 6,25	90 (10) 90 (10)	25,45 25,45	37 37	2,4 1,2
7.	Ringerlös. Ringerlös.	--- ---	10 20	4 Zt	2,4 2,4

- d) Unspezifische Esterase: Das Gewebe wurde wie bei dem Nachweis der sauren Phosphatase behandelt und mit der Methode von NACHLAS und SELIGMAN (1949) nachgewiesen. Das Inkubationsgemisch enthielt folgende Bestandteile:

49 ml 0,1 mol Phosphatpuffer pH 6,5

1 ml 1%ige Lösung von α -Naphthylacetat in 50 % Aceton

50 mg Echtblausalz B

End-pH 6,5

Für die lichtmikroskopischen Untersuchungen wurden die 15 μ dicken Gefrierschnitte 20 Min. bei Zimmertemperatur inkubiert. Anschließend wurden sie mehrmals in Leitungswasser gespült und in Glycingelatine eingelegt.

Für die elektronenmikroskopische Untersuchung wurde die Methode von CREVIER und BELANGER nach Angaben von HUGON und BORGERS (1967) angewendet. Die Inkubationslösung setzte sich wie folgt zusammen:

23 ml Cacodylatpuffer 0,05 mol pH 5,2
0,5 ml $MgCl_2$ 1 mol
1 ml Thioessigsäure 0,24 mol
0,2 ml $Pb(NO_3)_2$ 0,1 mol
End-pH 5,2; Zusatz von 7,5 % Sucrose.

Bei den Kontrollschnitten wurde die Thioessigsäure mit Aqua dest. ausgetauscht. Die 50 μ dicken Gefrierschnitte wurden 60 Min. bei 4° C inkubiert, anschließend in Aqua dest. gespült und in 1%iger Osmiumsäurelösung nachfixiert.

- e) Cytochromoxidase: Für den Nachweis wurden native Kryostatenschnitte verwendet, die sofort in folgendes Inkubationsmedium nach BURSTONE (1959) verbracht wurden:

1 ml Äthanol 96%ig
20 mg α -Naphthylacetat
20 mg 4-Amino-diphenylamin
29 ml 0,2 mol Tris-HCL-Puffer pH 7,4
70 ml Aqua dest.

Die Inkubation wurde 20, 30 und 45 Min. bei Zimmertemperatur durchgeführt. Die Kontrollschnitte wurden in 4-amino-diphenylaminfreiem Medium inkubiert. Die Schnitte wurden anschließend 1 Std. mit 10%igem Kobaltnitrat in 10 % Formol behandelt und nach zweimaligem Wässern in fließendem Wasser in Glycingelatine eingedeckt.

- f) Succinatdehydrogenase: Das Gewebe wurde wie bei der Cytochromoxidase beschrieben behandelt. Der Nachweis erfolgte nach der Methode von GOEBEL und PUCHTLER (1955), bei der das Inkubationsgemisch aus folgenden Bestandteilen zusammengesetzt war:

12,5 ml 0,2 mol Phosphatpuffer pH 7,6
12,5 ml 0,2 mol Bernsteinsäure (Dinatriumsuccinat)
12,5 ml Aqua dest.
12,5 ml Salzlösung: 34 ml Aqua dest., 1 ml 0,25 mol
CaCl₂, 1 ml 0,05 mol MgSO₄, 10 ml
0,6 NaHCO₃, 4 ml AlCl₃
50 mg p-Nitroblautetrazoliumchlorid.

Die Inkubationsdauer betrug 20 Min. bei 37° C. Die Kontrollschnitte wurden durch succinatfreies Medium geführt.

- g) Monoaminoxidase: Bei der Monoaminoxidase wurde die Methode von GLENNER, BURTNER und BROWN (1957) an den nativen Kryostatschnitten verwendet. Die Inkubationslösung bestand aus folgenden Bestandteilen:

25 ml Tryptaminmonohydrochlorid
4 mg Natriumsulfat
5 mg p-Nitroblautetrazoliumchlorid
5 ml 0,1 mol Phosphatpuffer pH 7,6
15 ml Aqua dest.

Die Inkubationsdauer betrug 50 Min. bei 37° C. Das Kontrollmedium war frei von Tryptaminhydrochlorid. Die Schnitte wurden anschließend in Aqua dest. gespült, in neutralem 10%igem Formalin nachfixiert und in Glycerin-gelatine eingedeckt.

III. Ergebnisse

A. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungsbefunde

An der Großhirnrinde von Rind, Schaf und Ziege können nach der Anordnung von verschiedenen Ganglienzelltypen grundsätzlich folgende Schichten unterschieden werden:

1. Lamina zonalis s. plexiformis, Molekularschicht (I)
2. Lamina granularis externa, äußere Körnerschicht (II)
3. Lamina pyramidalis externa, äußere Pyramidenschicht (III)
4. Lamina granularis interna, innere Körnerschicht (IV)
5. Lamina pyramidalis interna s. ganglionaris, innere Pyramidenschicht (V)
6. Lamina multiformis (VI)

Die Entfaltung der einzelnen Schichten und der Reichtum der einzelnen Zelltypen ist an den verschiedenen Regionen der Großhirnrinde sehr unterschiedlich.

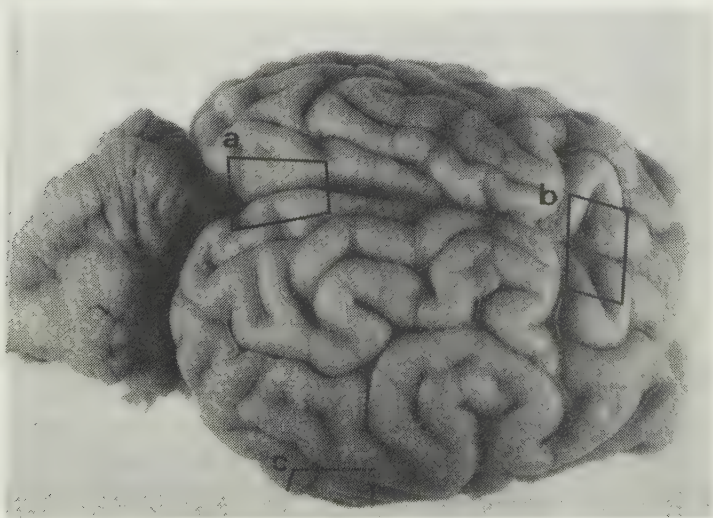


Abb. 1: Übersicht über die Entnahmestellen an einem Schafgehirn; a) Sehrinde, b) motorische Rinde; c) Temporalrinde (Vergr. 1,6 x)



Abb. 2: Übersicht über die drei Rindenbezirke des Rindes.
Schichtung I - VI (s. S. 11) (Vergr. 95 x).

- a) Sehrinde
- b) Temporalrinde
- c) motorische Rinde

1. Lamina zonalis, Molekularschicht

Lichtmikroskopisch (Abb. 3 a) läßt sich die durchschnittlich 300μ breite Molekularschicht der motorischen Rinde des Rindes in zwei Schichten unterteilen. Die äußere, grobmaschige Schicht (O) nimmt ungefähr ein Viertel ein. In ihr haben die Fasern, die aus Nervenzellen der tieferen Schichten stammen, einen überwiegend tangentialen Verlauf. An der Oberfläche bilden die peripher gelegenen Gliazellen mit ihren parallel angeordneten und gewellt verlaufenden Ausläufern einen Faserfilz, der die Membrana limitans gliae superficialis als Abschluß des Rindengraues bildet. Die breitere tiefere Schicht (T) erscheint homogen und ist ärmer an Fasern und Zellen. Die Fasern verlaufen in alle Richtungen und bilden ein feines Netzwerk. Die Gliazellen sind protoplasmatische Astrozyten (A), aber auch Faserastrozyten. Kleine, vielgestaltige, oft horizontal ausgerichtete Cajal'sche Horizontalzellen (C), deren Ausläufer seitlich des Zelleibes entspringen und parallel der Oberfläche verlaufen, werden nur selten angetroffen. Sie sind $6 - 8 \mu$ groß, besitzen einen ovalen, dunklen Zellkern und ein locker strukturiertes Zytoplasma.

Die Molekularschicht der Sehrinde ist ebenfalls 300μ , die der Temporalrinde 200μ breit (siehe Tab. II u. III). Der Aufbau entspricht dem des motorischen Cortex.

Bei Schaf und Ziege ist der Aufbau der Lamina zonalis, abgesehen von der unterschiedlichen Dicke (siehe Tab. I - III) wie beim Rind.

Elektronenmikroskopisch sind unter der Pia mater (Abb. 3 b, P m) und der feinen Basalmembran (Bm) Bündel quer und längs geschnittener Astrozytenfortsätze (F) erkennbar. Ihr Durchmesser ist unmittelbar unter der Basalmembran sehr klein und wird mit zunehmendem Abstand von ihr größer. Der Zwischenraum ist mit Dendriten und kleinen Axonen ausgefüllt. Im Neuropil befinden sich vereinzelt Astrozyten (Abb. 4 a) mit dunkel konturiertem Kern (N), dessen Oberfläche zahl-

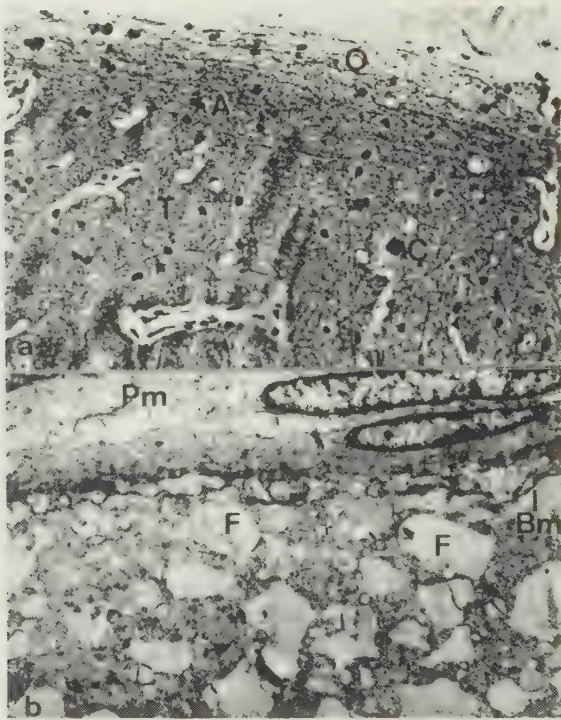


Abb. 3 a: Molekularschicht, Temporalrinde, Rind, lichtmikroskopisch (Vergr. 250 x)

O oberflächliche Tangentialfaserschicht, T tiefe, faserarme Schicht, A Astrozyten, C Cajal'sche Horizontalzelle.

Abb. 3 b: Oberflächenbegrenzung der Molekularschicht, Sehirinde, Ziege, elektronenmikroskopisch (Vergr. 4850 x)

Pm Pia mater, Bm Basalmembran, F Astrozytenfortsätze.

reiche flache Einbuchtungen aufweist. Ihr Cytoplasma (C) ist gegenüber den Nervenzellen dunkler und ärmer an Zellorganellen, zwischen denen gelegentlich auch "Gliofibrillen" zu beobachten sind. Die untere Schicht der Molekularis ist dicht gepackt mit größeren Dendritenanschnitten (D) sowie kleinen Axonen (B), die größtenteils ohne Myelinschei-

de sind. Cajal'sche Horizontalzellen (Abb. 4 b), deren Neuroplasma auffallend viele Polysomen (P) und Mitochondrien (M) enthält und deren Nucleus tiefe Einbuchtungen aufweist, sind nur selten anzutreffen.

2. Lamina granularis externa, äußere Körnerschicht

Lichtmikroskopisch (Abb. 5 a, b) ist die II. Schicht der motorischen Rinde des Rindes als eine schmale Zone, die nur 75 μ breit ist, zu erkennen. Sie ist reich an kleinen Zellen mit einer durchschnittlichen Größe von 10 mal 7 bis 13 mal 10 μ . Die meisten Zellen sind von dreieckiger und schmal pyramidenartiger Form, dazwischen liegen sternförmige, polygonale, seltener runde oder ovale Zellen. Ihr Nucleus ist rund und von einem schmalen Zytoplasmasaum umgeben. Der Spitzendendrit der kleinen pyramidenartigen Zellen reicht in die Lamina zonalis, in der er sich verzweigt. Die Seitendendriten verlaufen teils seitwärts in der gleichen Schicht, teils markwärts in die tieferen Schichten, wo sie sich verästeln. Meistens ist die äußere Körnerschicht nur schwer von der äußeren Pyramidenschicht abzugrenzen, da beide ineinander übergehen. Sie ist lediglich durch die kleinere Gestalt und größere Anzahl der Zellen abzutrennen.

Die Lamina granularis externa der Seh- und Temporalrinde unterscheidet sich von der motorischen Rinde darin, daß die ovalen und runden Zellen gegenüber den dreieckigen und pyramidenförmigen überwiegen. Die Zellen sind häufig in Gruppen von 3 - 5 zusammengelagert und deutlich gegenüber der III. Schicht abzugrenzen.

Bei Schaf und Ziege ist die II. Schicht wie beim Rind gebaut.

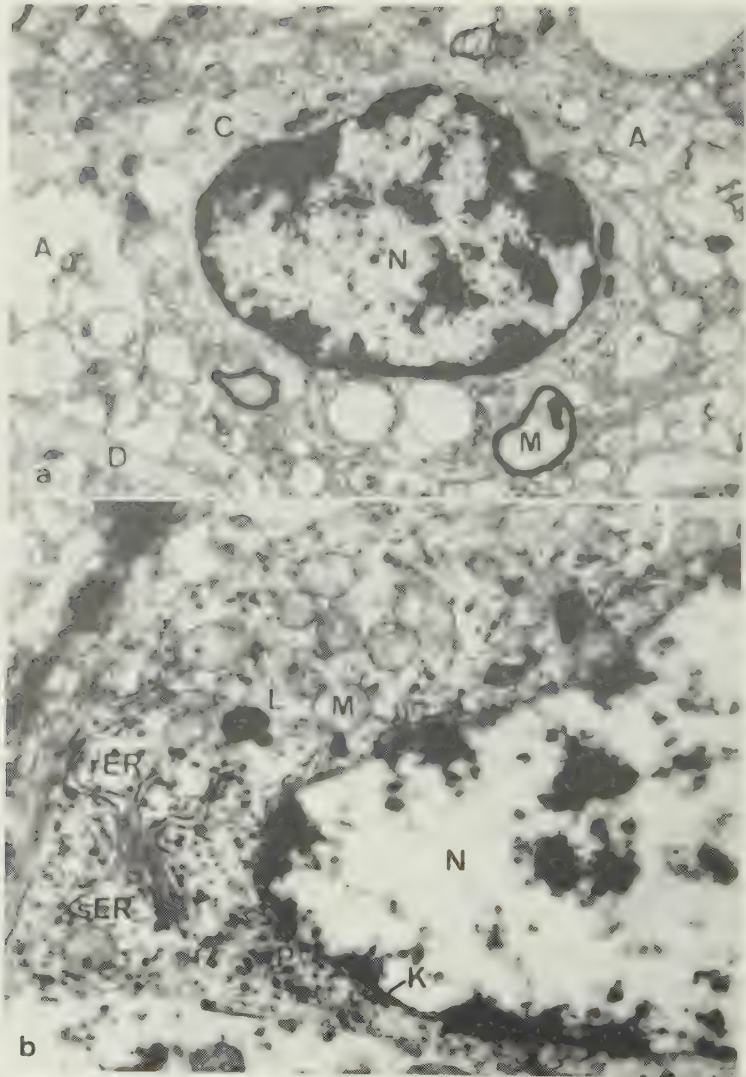


Abb. 4: Molekularschicht, Sehrinde, Ziege, elektronenmikroskopisch

a) Astrozyt (Vergr. 15 000 x). N Nucleus, C Zytoplasma, A Astrozytenfortsätze, B Bündel von Axonen, M Axon mit Myelinscheide, D Dendrit.

b) Ausschnitt einer Cajal'schen Horizontalzelle (Vergr. 22 500 x). K Karyolemm, P Polysomen, M Mitochondrium, L Lysosom, rER raues und sER glattes endoplasmatisches Retikulum, N Nucleus.

Elektronenmikroskopisch (Abb. 5 c) ist an den kleinen pyramidenartigen Zellen das Plasmalemm (P) als eine feine, dunkle Linie erkennbar. Das Cytoplasma ist reich an Zellorganellen, von denen das endoplasmatische Retikulum am deutlichsten ausgebildet ist. Es tritt vorwiegend als rauhes endoplasmatisches Retikulum (rER) in Form von schlauchartigen Windungen oder parallel angeordneten Membranen im Perikaryon nahezu gleichmäßig verteilt auf. Eine Schollenbildung wie bei den Pyramidenzellen der III. und V. Schicht ist nicht zu beobachten. Glattes endoplasmatisches Retikulum (sER) ist weniger häufig vorhanden und hauptsächlich der Kern- und Zellmembran benachbart. Zu Polysomen zusammenliegende Ribosomen (R) sind in Reihen oder unregelmäßig zu Gruppen im Neuroplasma angeordnet. Der Golgiapparat (G) ist gut ausgebildet und nahe dem Kernpol, der zum Apikaldendriten gerichtet ist, besonders stark mit unterschiedlich weiten schlauch- und zisternenartigen Hohlräumen entfaltet. Mitochondrien (M) in verschiedener Form und Größe sind zwischen dem endoplasmatischen Retikulum verteilt. Lysosomen (L), die mit feingranuliertem elektronendichtem Material ausgestattet und von einer Einheitsmembran umgeben sind, treten im Neuroplasma diffus verteilt auf. Neurofilamente (Nf) und Mikrotubuli, die im perinukleären Bereich von den anderen Zellorganellen zum größten Teil überlagert sind, sammeln sich an der Basis des Apikaldendriten und der Basaldendriten, um schließlich in diesen in Form von parallel angeordneten Bündeln zu verlaufen. Der Nucleus (N) ist durchschnittlich 6 μ groß, rund bis oval und besitzt eine deutliche Kernmembran mit Kernporen. Das Karyoplasma ist chromatinarm. Bei größeren pyramidenartigen Zellen weist der Zellkern noch weniger osmophiles Material auf. Der Nucleolus ist 1,5 bis 2,5 μ groß, rund, meist zentral, aber auch nahe der Kernmembran gelegen. Seine Oberfläche ist unregelmäßig eingebuchtet.

Das Cytoplasma der Dendritenbasis besitzt die gleichen Bestandteile wie das übrige Perikaryon. Die Mitochondrien nehmen zum Teil längliche Gestalt an. An der Aufgabelung des Dendritenstammes ist das endoplasmatische Retikulum charakteristisch ausgebildet. Die axodendritischen Synapsen am

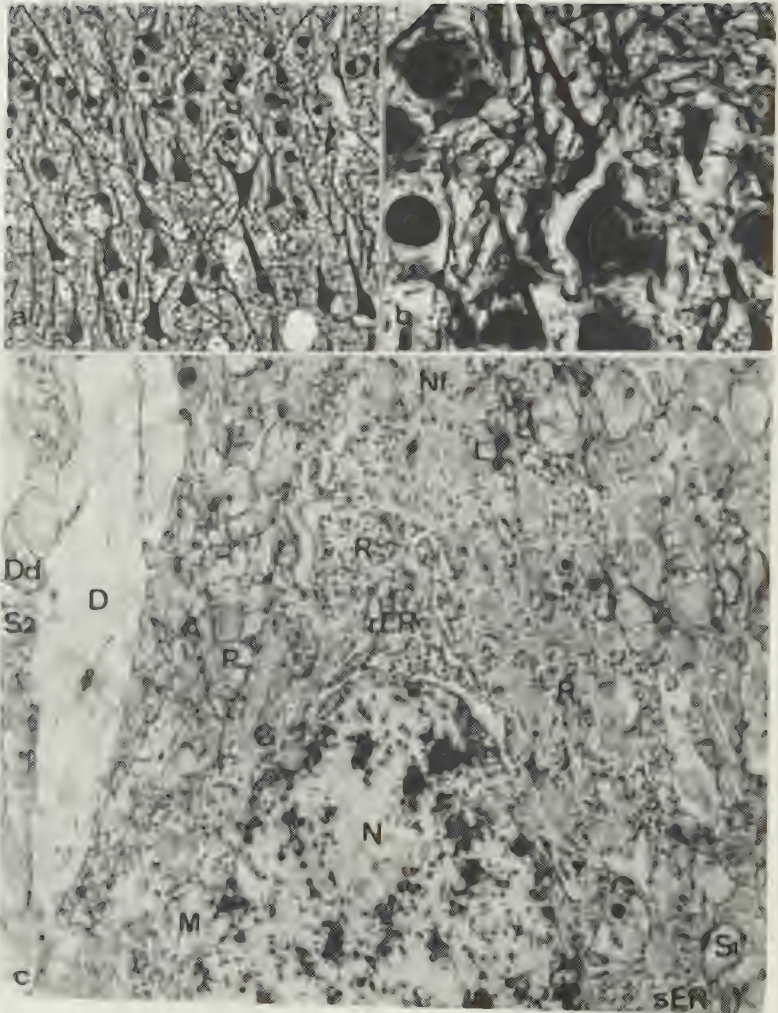


Abb. 5: Äußere Körnerschicht, Rinde, Lichtmikroskopisch

- a) Motorische Rinde (Vergr. 250 x).
- b) Temporalrinde (Vergr. 1 000 x).
- c) Äußere Körnerschicht, Sehrinde, Ziege, elektronenmikroskopisch (Vergr. 10 800 x). P Plasmalemma, rER rauhes und SER glattes endoplasmatisches Retikulum, N freie Ribosomen, G Golgiapparat, M Mitochondrium, L Lysosom, Nf Neurofibrillen, N Nucleus, D Dendrit mit Dd Dendritendorn, S₁ axo-somatische, S₂ axo-dendritische Synapse.

Dendritenstamm sind meist vom symmetrischen Typ, während die der Dendritendornen unsymmetrisch sind (Abb. 6 a u. b). Der Neuritenursprungskegel erscheint im lichtmikroskopischen Bild zwar frei von Nisslsubstanz, er enthält jedoch wie im übrigen Neuroplasma rauhes endoplasmatisches Retikulum in tubulöser Form sowie alle zytoplasmatischen Bestandteile. Das weiterführende Axoplasma enthält in einiger Entfernung vom Zellkörper kein endoplasmatisches Retikulum und keine Ribosomen, dagegen sind Mikrotubuli, Neurofilamente, Mitochondrien und vereinzelt Lysosomen anzutreffen.

Das Plasmalemm des Zellkörpers ist außen vom Neuropil umgeben. Astrozytenausläufer sowie axonale Endigungen, die vereinzelt symmetrische Synapsen mit gleichmäßigen Verdichtungs-zonen an der prae- und postsynaptischen Membran bilden und auch Bündel kleiner myelinfreier Axonausläufer bedecken die Zelloberfläche so dicht, daß kein freier Raum erscheint. Die Axonendigungen, die einen synaptischen Kontakt mit der Zellmembran eingehen, sind häufig von Astrozytenausläufern umgeben. Das übrige Neuropil wird von einem dichten Netzwerk quer-, längs- und schräg verlaufender Ausläufer neuralen und gliösen Ursprungs gebildet. Die Dendriten (Abb. 5 c) unterscheiden sich von den Axonen durch ihre unregelmäßig gestaltete Oberfläche, die durch die zahlreichen Dornen verursacht wird. Außerdem ist die zytoplasmatische Zusammensetzung unterschiedlich. Transversalschnitte weisen je nach der Entfernung vom Zellkörper mehr oder weniger in ihrem Inneren Mitochondrien, endoplasmatisches Retikulum, freie Ribosomen, Neurofilamente, Mikrotubuli und Lysosomen auf. Die Dendritendornen sind kleiner im Durchmesser. In ihrem Inneren sind sie manchmal mit einem feinen, filamentösen Netzwerk ausgefüllt und enthalten keine Neurofilamente. Manchmal ist ein typischer "spine apparat" (GRAY, 1959) zu finden. Quergeschnittene Axone (AX) hingegen sind viel kleiner und im Durchmesser ungefähr so groß wie Dendritendornen. Ihre Oberfläche ist glatt; sie liegen häufig in Bündeln angeordnet, während Dendriten immer isoliert gelegen sind. An den Synapsen sind Dendriten- und Neuritenanteil (Abb. 6 a u. b) im Neuropil leicht

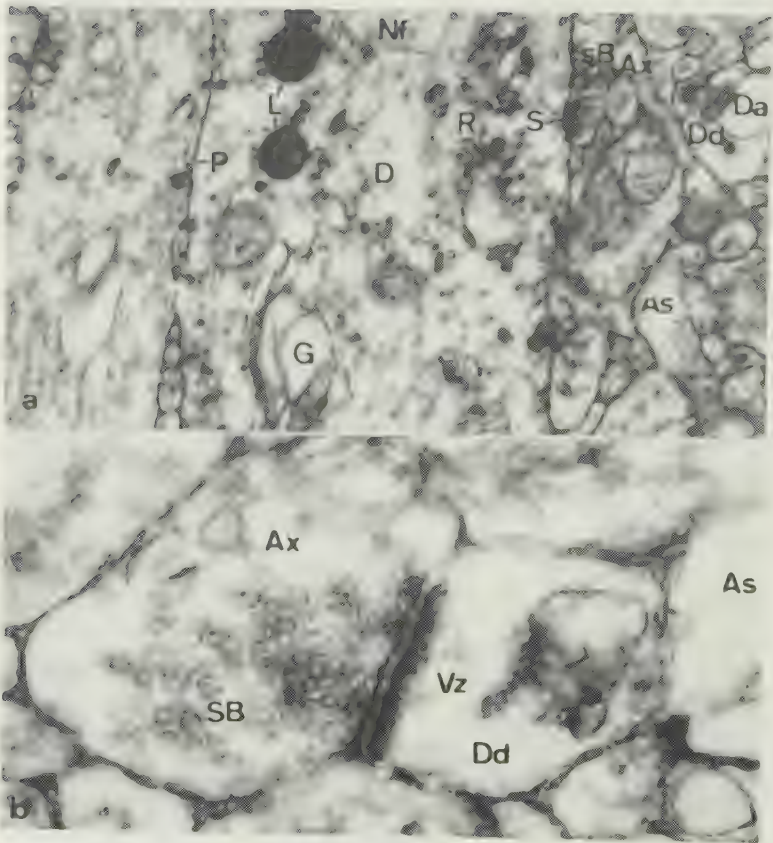


Abb. 6: Axodendritische Synapsen aus der äußeren Körnerschicht, Sehrinde, Ziege.

- a) Synapse vom symmetrischen Typ (Vergr. 27 000 x).
D Dendritenbasis, G Golgiapparat, L Lysosom,
P Ribosomen, NF Neurofibrillen, P Plasmalemma,
S Synapse, Ax Axon mit SB synaptischen Bläschen,
Dd Dendritendorn mit Dornenapparat, As Astrozytenausläufer.
- b) Synapse vom asymmetrischen Typ (Vergr. 84 000 x)
Ax Axon mit SB synaptischen Bläschen, Dd Dendritendorn mit VZ Verdichtungszone, As Astrozytenausläufer.

zu unterscheiden. Der axonale Fortsatz oder die axonale Endigung (Ax) sind dicht mit synaptischen Bläschen (sB) ausgefüllt und enthalten in der Regel ein bis zwei Mitochondrien. Der Dendritendorn (Dd) ist frei von synaptischen Vesikeln und kann von feinen filamentösen Zytoplasmaverdichtungen ausgefüllt sein. Die postsynaptische Membran weist dickere Verdichtungszone (VZ) auf. Anschnitte von Astrozytenausläufern (As) sind an ihrer unregelmäßigen Form und ihrem verhältnismäßig leeren Cytoplasma zu erkennen. Sie füllen den Zwischenraum zwischen Dendriten und Neuriten und deren Aufzweigungen dicht aus. Häufig umgeben sie Axonendigungen, um sie von den anderen Elementen des Neuropils zu isolieren.

3. Lamina pyramidalis externa, äußere Pyramidenschicht

Lichtmikroskopisch (Abb. 7) ist die äußere Pyramidenschicht der motorischen Rinde vom Rind als eine durchschnittlich 430 μ breite Lage erkennbar. Ihre Zellzahl ist geringer als die der II. Schicht. Die Ganglienzellen sind mittelgroß (20 - 25 mal 12 μ), dreieckig oder pyramidenförmig und erscheinen durch ihre uniforme Ausrichtung mehr geordnet. Ihr Nucleus ist 6 - 7 μ groß, rund bis oval, das Kernkörperchen hebt sich als dunkler Punkt deutlich aus der Chromatinsubstanz ab. Die Nisslsubstanz ist schollenartig im Neuroplasma verteilt, Neurofibrillen durchziehen in feinen Bündeln den Zelleib und streben in die Ausläufer. Der Apikaldendrit verläuft in die II. Schicht, in der er Kollaterale abgibt, und verzweigt sich in der Molekularis. Der Neuritenursprungskegel ist frei von Nisslschollen. Er entspringt in der Regel an der Basis der Pyramidenzelle und nur vereinzelt an einem Seitendendriten. Die Anzahl der Zellen nimmt gegen die innere Pyramidenschicht ab.

Die Lamina pyramidalis externa der Seh- und Temporalrinde unterscheidet sich von der motorischen Rinde nur durch eine geringere Schichtdicke (s. Tab. II u. III). In der Sehirinde sind die größten Zellen nur 20 mal 13 μ groß.

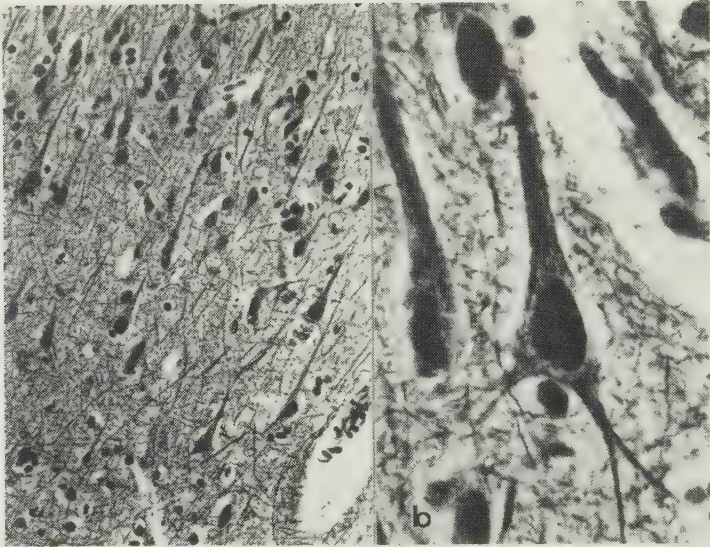


Abb. 7: Äußere Pyramidenschicht, Sehrinde, Rind, lichtmikroskopisch.

a) Vergr. 100 x

b) Vergr. 1000 x

Beim Schaf ist die äußere Pyramidenschicht wie beim Rind aufgebaut. Bei der Ziege hingegen kommen in der III. Schicht der motorischen Rinde auch runde und ovale Zellen vor. Das bedeutet, daß der agranuläre Aufbau nicht so ausgeprägt ist wie bei Rind und Schaf.

Elektronenmikroskopisch (Abb. 8 u. 9) ist an den mittelgroßen Pyramidenzellen der III. Schicht das Plasmalemma (P) als feine dunkle Linie erkennbar. Das endoplasmatische Retikulum (ER) bildet ein dreidimensionales Netzwerk, das das Perikaryon durchzieht und am häufigsten an der Dendritenbasis und in Nähe der Kernmembran und des Plasmalemmas vorhanden ist. Seine Tubuli sind meist gewunden oder geschlängelt und anastomosieren gelegentlich miteinander. Sie sind hier im Gegensatz zu den pyramidenartigen Zellen der II. Schicht schollenartig zusammengelagert und lassen dadurch zwischen sich

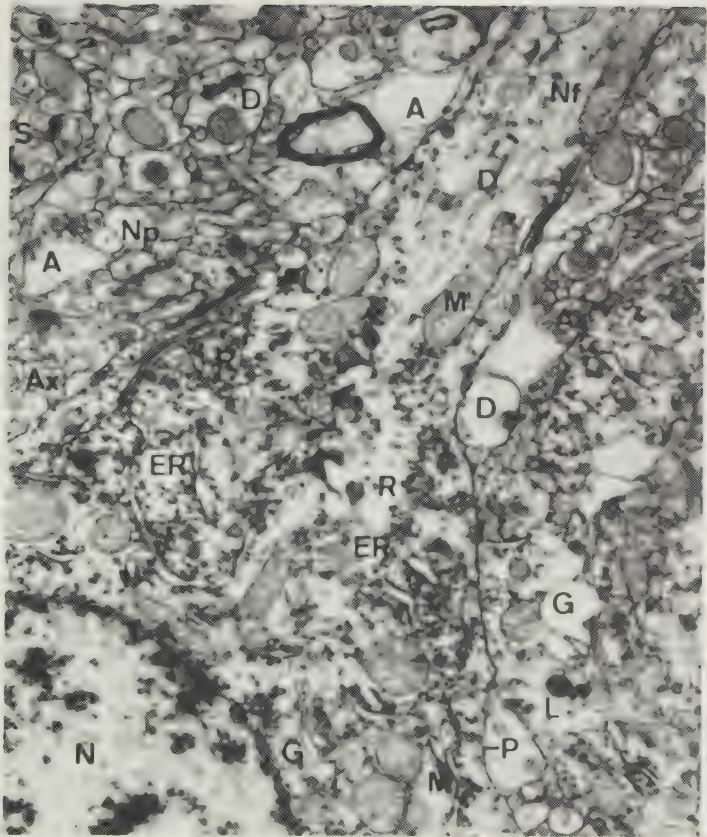


Abb. 8: Äußere Pyramidenschicht, Sehrinde, Ziege, elektronenmikroskopisch (Vergr. 15 000 x)

P Plasmalemm, ER endoplasmatisches Retikulum,
R freie Ribosomen, G Golgiapparat, L Lysosomen,
M, M' Mitochondrien, Nf Neurofibrillen, N Nucleus,
Np Neuropil, A Astrozytenfortsätze, Ax Axone,
D Dendriten, S Synapsen

sogenannte "Plasmastraßen" (ANDRES, 1961) entstehen. Es handelt sich überwiegend um das rauhe endoplasmatische Retikulum, das sich teilweise bauchig erweitert. Glattes endoplasmatisches Retikulum kommt im Perikaryon weniger häufig vor. Freie Ribosomen (R) in unterschiedlicher Anordnung (in Gruppen zusammengelagert, in Linie angeordnet, kreis- oder rosettenförmig) sind in die Matrix des Neuroplasmas eingelagert. An der Außenseite der Kernmembran und in den fingerförmigen Einstülpungen des Karyolemm sind die Polysomen (Abb. 9 a, P) besonders zahlreich vorhanden. Der Golgiapparat (Abb. 8, G) ist perinukleär in Richtung des Apikaldendriten am deutlichsten ausgebildet. Häufig sind ihm Lysosomen assoziiert, endoplasmatisches Retikulum, Mitochondrien und Polysomen liegen dicht benachbart. Mitochondrien (M) unterschiedlicher Form und Größe sind im Perikaryon verteilt. Sie befinden sich nie in der Nisslsubstanz, sondern zwischen deren Schollen in den Plasmastraßen, am Rande der Zellmembran, an der Basis der Zellausläufer und am Beginn der Einstülpungen der Kernmembran. Lysosomen (L) mit einer durchschnittlichen Größe von $0,2 - 0,3 \mu$ und meist rundlicher oder ovaler Form liegen im Neuroplasma unregelmäßig verteilt. Neurofilamente (Nf) und Mikrotubuli verlaufen in den Plasmastraßen. Sie streben den Zellausläufern zu und bilden in ihnen feine Bündel, zwischen denen die übrigen Zellorganellen eingelagert sind. Der Zellkern (N) ist ungefähr $8 - 10 \mu$ groß und rund bis oval. Er enthält weniger Chromatin als die Zellen der II. Schicht. Das Karyolemm ist bei vielen Zellen fingerförmig eingestülpt (Abb. 9 a). Das Neuroplasma im Bereich dieser Invaginationen ist besonders reich an Polysomen (P), die dem Außenblatt der Kernmembran dicht angelagert sind (Abb. 9 a, K). Die Umgebung der Einbuchtung weist zahlreiche Mitochondrien auf. Der Nucleolus (Nl) ist $1,5 - 3 \mu$ groß, rund, seine Oberfläche ist unregelmäßig eingebuchtet. Er besteht aus unterschiedlich dicht gelagerten Granula.

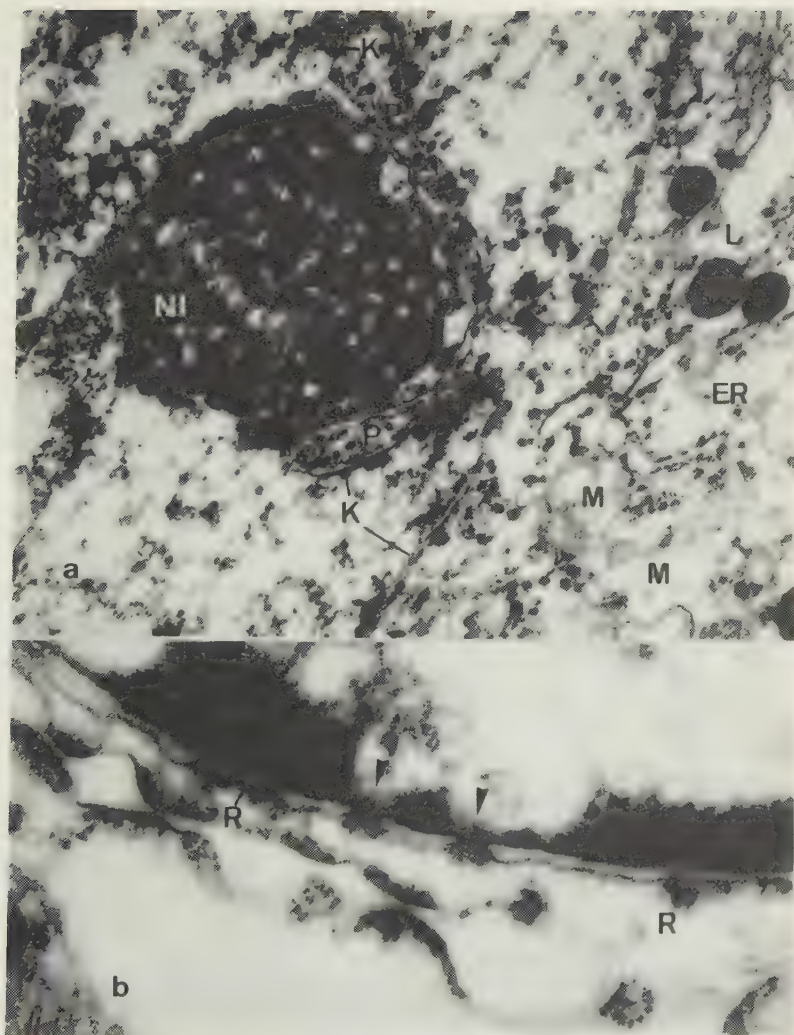


Abb. 9: Äußere Pyramidenschicht, Sehrinde, Ziege, elektronenmikroskopisch.

a) Vergr. 27 000 x. NI Nucleolus einer Pyramidenzelle, K Kernmembran mit Einbuchtungen, P Polysomen, M Mitochondrien, ER endoplasmatisches Retikulum, L Lysosomen.

b) Vergr. 84 000 x. Kernmembran mit Poren (Pfeil) R Ribosomen.

Das Cytoplasma der Dendritenbasis ist mit endoplasmatischem Retikulum, freien Ribosomen, Mitochondrien, Lysosomen, Mikrotubuli und Neurofilamenten ausgefüllt. Mit größerer Entfernung vom Zellkörper nimmt die Zahl der Zellorganellen ab. Die Mitochondrien sind häufig langgestreckt und nehmen zum Teil zigarrenförmige Gestalt an (Abb. 8, M'). In gewissen Abständen buchten Dendritendornen als stab-, keulen- oder kopfartige, ungefähr 2 μ lange und 0,5 μ breite Fortsätze vor. Sie bilden Synapsen mit Axonendigungen oder -fortsätzen, die meist vom asymmetrischen Typ sind. Der Neuritenursprungskegel enthält die gleichen Zellorganellen wie das Cytoplasma des Zelleibes. Das Initialsegment jedoch ist nicht mehr von endoplasmatischem Retikulum durchzogen, freie Ribosomen sind noch anzutreffen, die sich allerdings im weiteren Verlauf des Neuriten verlieren.

An die Oberfläche des Zellkörpers grenzt das Neuropil (Np). Es wird gebildet von einer Vielzahl verschieden angeschnittener Astrozytenfortsätze (A), Dendriten (D), Axonen (Ax) und Axonendigungen, die ähnlich wie in der II. Schicht zahlreiche synaptische Kontakte besitzen.

4. Lamina granularis interna, innere Körnerschicht

Die innere Körnerschicht ist bei der motorischen Rinde von Rind, Schaf und Ziege nicht ausgebildet, sondern durch die "Verpyramidisierung" dieses Rindenbezirktes verlorengegangen (s. Einleitung).

Lichtmikroskopisch (Abb. 10 a) ist die innere Körnerschicht der Sehrinde des Rindes als eine durchschnittlich 30 μ starke Schicht erkennbar. Sie ist zellreicher als die vorhergehende Schicht. Die Ganglienzellen sind zwischen 10 - 12 mal 10 μ groß, rund bis oval oder sternförmig. Ihre Ausläufer streben hauptsächlich nach den Seiten, die Spitzendendriten der kleinen, sternförmigen Zellen gegen die oberen Schichten und die Axone in das Marklager. Die seitlich ziehenden und horizontal in der Schicht verlaufenden Fasern

bilden zusammen mit den thalamo-kortikalen Fasern ein dichtes Netzwerk, durch das zusätzlich die Apikaldendriten der großen Pyramidenzellen der V. Schicht in Richtung Molekularis ziehen. Das Cytoplasma der kleinen runden oder ovalen Ganglienzellen der inneren Körnerschicht umgibt als schmaler Saum den relativ großen Zellkern, in dem der Nucleolus weniger deutlich in Erscheinung tritt. Die Nisslsubstanz ist feingranulär und gleichmäßig im Neurplasma verteilt, ohne Schollen zu bilden.

Die innere Körnerschicht der Temporalrinde des Rindes ist mit 260 μ etwas schmaler, sonst aber wie die der Sehrinde ausgebildet.

Die IV. Schicht der Seh- und Temporalrinde bei Schaf und Ziege ist, abgesehen von den verschiedenen Breiten (s. Tab. II u. III), wie beim Rind gebaut.

Elektronenmikroskopische Bilder (Abb. 10 b) zeigen, daß das Plasmalemma (P) als feine dünne Linie das Cytoplasma umgibt. Das endoplasmatische Retikulum (ER) bildet den Hauptbestandteil des Cytoplasmas. Es besteht hauptsächlich aus granulären Membranen. Das Lumen ist unterschiedlich weit und manchmal bauchig aufgetrieben. Freie Ribosomen (R) befinden sich vermehrt nahe der Kernmembran. Der Golgiapparat ist nicht so deutlich ausgebildet wie bei den Pyramidenzellen der III. und V. Schicht. Mitochondrien (M) und Lysosomen (L) sind diffus im Neuroplasma verteilt. Mikrotubuli und Neurofilamente (Nf) sind in die Matrix eingelagert und streben auf die Ausläufer zu. Der Nucleus (N) ist rund, chromatinarm und von einer deutlichen Kernmembran mit Kernporen umgeben. Das 1,5 bis 2,5 μ große Kernkörperchen (N1) ist deutlich strukturiert und weist verschieden dichte Zonen auf.

An der Dendritenbasis (D) befinden sich endoplasmatisches Retikulum vom rauhen und glatten Typ, Polysomen, Mitochondrien, Mikrotubuli, Neurofilamente und Lysosomen.

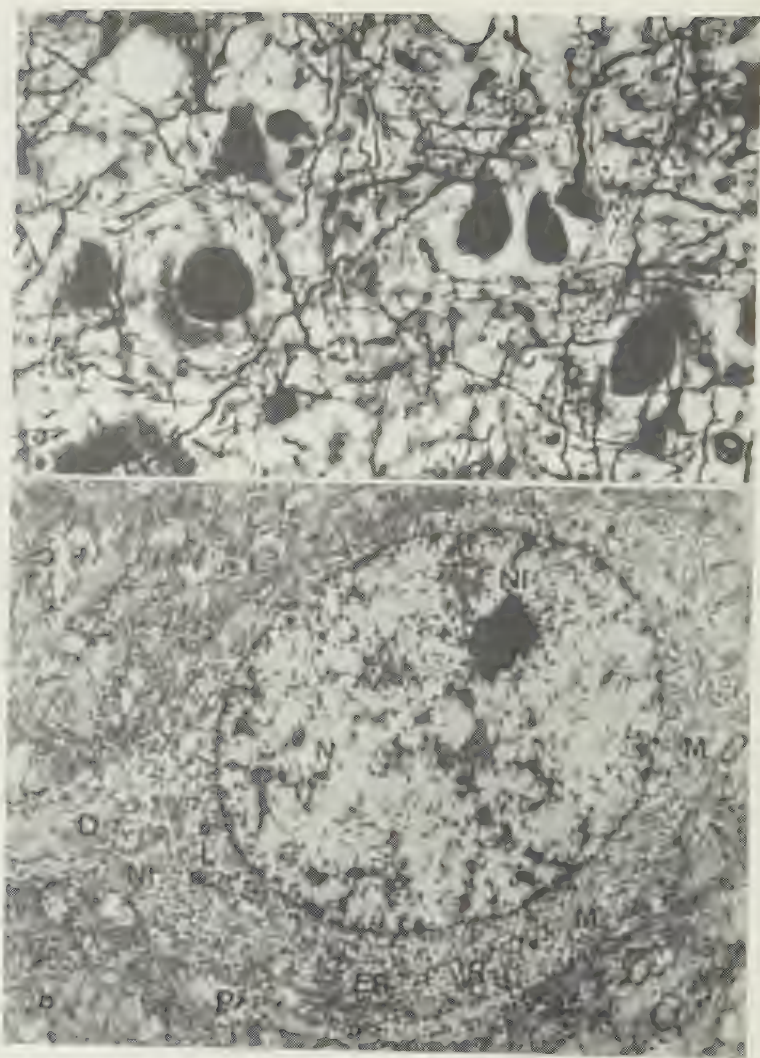


Abb. 10: Innere Körnerschicht, Sehrinde.

- a) Rind, lichtmikroskopisch (Vergr. 1 250 x)
- b) Ziege, elektronenmikroskopisch (Vergr. 7 500 x).
P Plasmalemma, ER endoplasmatisches Retikulum,
R freie Ribosomen, M Mitochondrien, L Lysosomen,
Nf Neurofibrillen, N Nucleus, Nf Nucleolus, D Dendrit.

Die Oberfläche des Zellkörpers ist dicht bepackt mit Dendriten und Astrozytenausläufern, die durch ihr helles Lumen auffallen und lediglich wenige Mitochondrien beherbergen, sowie Axonendigungen, die dunkel strukturiert sind und von denen einige synaptische Verbindungen mit dem Plasmalemm eingehen.

5. Lamina pyramidalis interna, innere Pyramidenschicht

Lichtmikroskopisch (Abb. 11 a, b) erweist sich die Lamina pyramidalis interna des motorischen Cortex beim Rind als die am mächtigsten entwickelte Schicht. Sie ist durchschnittlich 570 μ breit, zellarm und besteht aus großen Pyramidenzellen, den Betz'schen Riesenpyramiden, die eine Maximalhöhe von 83 μ und eine Breite von 25 μ erreichen können. Diese Riesenpyramiden stehen teilweise palisadenartig nebeneinander angeordnet. Stellenweise ist eine Unterteilung in eine äußere Schicht Va möglich, in der die großen Ganglienzellen in Reihe stehen und in eine innere Schicht Vb, in der die Pyramidenzellen mehr ungeordnet sind und nicht ganz die Größe der äußeren Schicht Va erreichen. Der Apikaldendrit strebt in die oberen Schichten. Schon bald nach seinem Ursprung gibt er noch in der V. Schicht kleine seitliche Äste ab und verläuft dann weiter durch die oberen Rindenschichten bis in die Molekularis. Die Seitendendriten beginnen an der seitlichen Basis des Zellkörpers und verlaufen horizontal oder schräg markwärts, wobei sie sich verästeln. Der Neurit entspringt der Basis und nur selten aus dem Ursprung eines Seitendendriten. Seine Wurzel ist frei von Nisslschollen, die jedoch im Perikaryon des Zellkörpers gut ausgebildet sind. Neurofibrillen durchziehen in dicken Bündeln den Zellkörper und setzen sich in den Ausläufern fort. Der Nucleus ist ungefähr 10 μ groß und meist rund oder oval. Das durchschnittlich 2 - 3 μ große Kernkörperchen hebt sich deutlich als kleiner dunkler Punkt von dem helleren Karyoplasma ab.

Die Pyramidenzellen der V. Schicht der Seh- und Temporalrinde sind kleiner. In der Sehrinde, die durchschnittlich 330 μ dick ist, sind sie maximal 46 mal 17 μ groß, in der

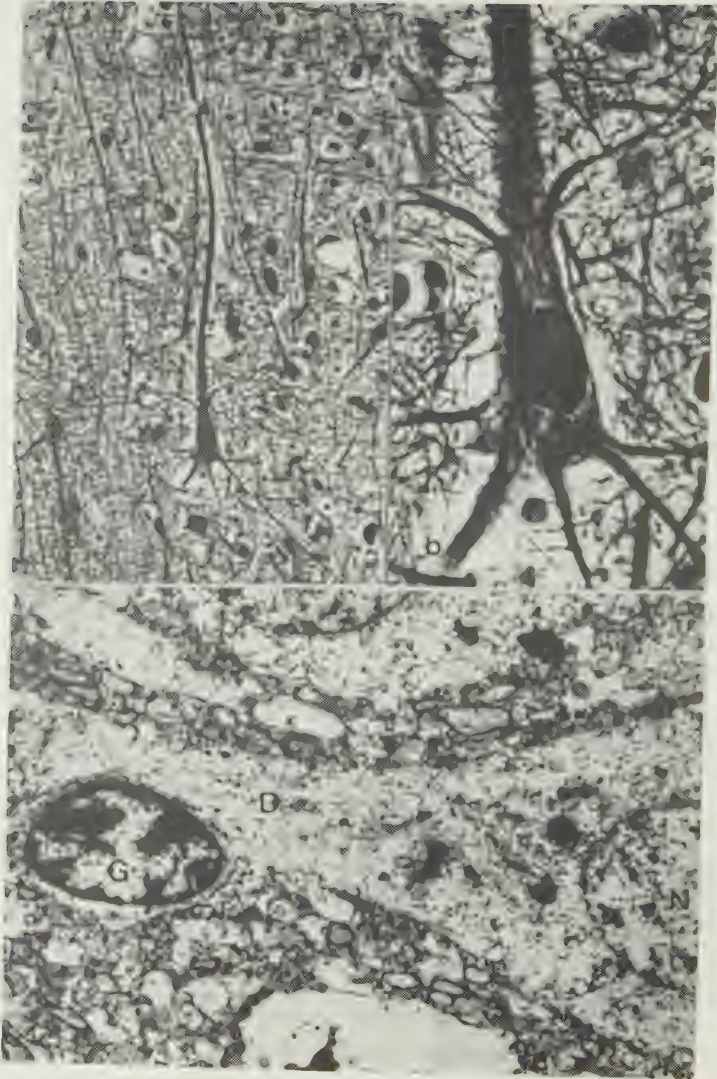


Abb. 11: Innere Pyramidenschicht, Sehrinde.

a u. b) Rind, lichtmikroskopisch (Vergr. 250 x u. 1 000 x)

c) Ziege, elektronenmikroskopisch (Vergr. 4 850 x).
N Nucleus, D Dendritenbasis, G Kern einer Gliazelle.

Temporalrinde, die eine Breite von 220 u einnimmt, nur 35 mal 15 u. Nur in der motorischen Rinde werden sie daher nach ihrem Entdecker Betz'sche Riesenpyramiden genannt.

Bei Schaf und Ziege zeigt die Zytoarchitektonik der Lamina pyramidalis interna, abgesehen von der unterschiedlichen Zellgröße und Breite der Schicht (s. Tab. I - III) den gleichen Aufbau wie beim Rind.

Elektronenmikroskopisch (Abb. 11 c, 12) stellt sich das Plasmalemm (Abb. 12, P) als feine dunkle Linie dar. Das endoplasmatische Retikulum (ER) ist gut ausgebildet, es überwiegt die granuläre Form; glattes endoplasmatisches Retikulum kommt weniger häufig vor. Freie Ribosomen (R) sind vermehrt in den Einstülpungen der Kernmembran (K) zu finden. Der Golgiapparat (G) ist deutlich entwickelt. Lysosomen (L) sind in unterschiedlicher Anzahl im Neuroplasma verteilt. Mitochondrien (M) von runder und ovaler Form finden sich zahlreich zwischen den Nisslschollen, im Bereich der Dendritenbasis sind sie in "Plasmastraßen" eingelagert. Mikrotubuli (M) und Neurofilamente (Nf) ziehen von der Basis der Dendriten und des Neuritenursprungs weiter in die Ausläufer, in denen sie durch die Verminderung der anderen Zellorganellen deutlich in Erscheinung treten. Der Nucleus (N) ist durchschnittlich 10 u groß, rund bis oval und von einer deutlichen Kernmembran umgeben, die bei fast allen Zellen fingerförmige Einstülpungen zeigt. Das Neuroplasma ist in diesen Buchten wie bei den vorher beschriebenen Zellen reich an freien Ribosomen (R), Membranen des endoplasmatischen Retikulums sind nur sehr selten aufzufinden. Der Nucleolus (Nl) ist meist in der Mitte des helleren Karyoplasmas gelegen und hebt sich deutlich von seiner Umgebung ab. Seine Oberfläche ist unregelmäßig eingebuchtet, feine filamentöse und dunkle granuläre Verdichtungszone sind vereinzelt von hellen, vakuolenartigen kleinen Bezirken unterbrochen.

Das Neuroplasma der Dendritenbasis (Abb. 11 c, D) und des Neuritenursprungskegels enthält Polysomen, Mitochondrien, Lysosomen, Neurofilamente und Mikrotubuli. Die Mitochon-

drien nehmen vorwiegend längliche Gestalt an, die Mikrotubuli und Neurofilamente liegen parallel nebeneinander, zwischen ihren Bündeln sind freie Ribosomen zu finden. Rauhes und glattes endoplasmatisches Retikulum sind im Bereich der Dendritenbasis reichlich, im Bereich des Neuritenursprungkegels hingegen nur spärlich vorhanden. Das Initialsegment des Neuriten ist schließlich völlig frei von endoplasmatischem Retikulum. Im weiteren Verlauf des Neuriten sind nur noch Mikrotubuli, Neurofilamente, langgestreckte Mitochondrien, vereinzelt Lysosomen und an axonalen Fortsätzen und Endigungen synaptische Vesikel, vergesellschaftet mit Mitochondrien, zu finden. Die Oberfläche des Zellkörpers ist dicht vom Neuropil umgeben. Ein Teil der Axonendigungen bildet mit dem Plasmalemm des Perikaryons Synapsen, die vom symmetrischen Typ sind. Der übrige Teil der Zellmembran ist von außen mit Dendriten, Astrozytenfortsätzen (Abb. 12, A) und Bündeln von Axonausläufern (Ax) ohne Myelinscheide dicht bepackt. Das restliche Neuropil ist reich an quer, schräg und längs geschnittenen Axonen, die mit einer Myelinscheide umgeben sind und in das Marklager ziehen.

6. Lamina multiformis

Lichtmikroskopisch (Abb. 13) ist die Lamina multiformis der motorischen Rinde beim Rind als eine durchschnittlich 315 μ dicke Schicht erkennbar. Sie ist zellreicher als die V. Schicht und besteht aus kleinen, vielgestaltigen Ganglienzellen, deren Größe zwischen 13 mal 10 und 20 mal 13 μ schwankt. Dazwischen liegen zahlreiche Spindelzellen. Ihr Nucleus ist durchschnittlich 2 μ groß, überwiegend oval oder länglich geformt, das Kernkörperchen zentral oder nahe der Kernmembran gelegen. Die Nisslsubstanz ist nur schwach ausgebildet und nicht in Schollen zusammengelagert. Die Lamina multiformis geht fließend in das Marklager über, indem ihre Zellen abnehmen und einer Fülle von Fasern weichen, die die weiße Substanz des Endhirns bilden.

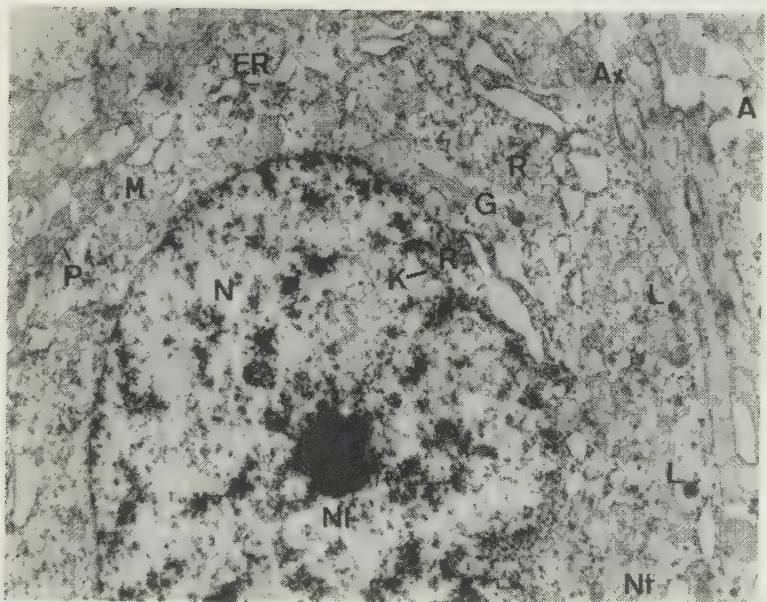


Abb. 12: Innere Pyramidenschicht, Sehrinde, Ziege, elektronenmikroskopisch (Vergr. 8 740 x).

P Plasmalemm, ER endoplasmatisches Retikulum, R freie Ribosomen, K Kernmembran mit Einstülpungen, G Golgiapparat, L Lysosomen, M Mitochondrien, Nf Neurofibrillen, N Nucleus, Nl Nucleolus, A Astrozytenfortsätze, Ax Axonbündel.

Die Lamina multiformis der Seh- und Temporalrinde ist außer der unterschiedlichen Schichtdicke wie die der motorischen Rinde aufgebaut.

Bei Schaf und Ziege ist der Bau der VI. Schicht wie beim Rind, mit der Ausnahme, daß die Schichtdicke unterschiedlich ist (s. Tab. I - III).

Elektronenmikroskopisch (Abb. 14 u. 15) ist das Plasmalemm (Abb. 14, P) als feine dunkle Linie erkennbar. Das Cytoplasma hebt sich gegenüber dem umgebenden Neuropil (Np) hell ab, da in diesem durch die zahlreichen myelinbescheideten Axone (Ax) ein dunkler Ton vorherrscht. Die Nissl-

substanz (ER) ist nicht in Schollen angeordnet wie es bei den Pyramidenzellen der III. und V. Schicht typisch ist, sondern gleichmäßig im Neuroplasma verteilt. Ihre Innenräume sind teilweise blasig erweitert. Auffallend ist der Reichtum an freien Ribosomen (R), die in Gruppen, Kreisen oder Rosetten in der Matrix des Cytoplasmas eingebettet sind. Der Golgiapparat ist weniger deutlich entfaltet, Lysosomen (L) sind in unterschiedlicher Anzahl und Größe anzutreffen und Mitochondrien (M) sind zwischen dem endoplasmatischen Retikulum verteilt. Mikrotubuli und Neurofilamente (Nf) kommen an der Basis der Dendriten und des Neuriten vor, im Cytoplasma sind sie nur selten zu finden. Der Nucleus (N) ist durchschnittlich 2 μ groß, vorwiegend oval und läßt an seiner Oberfläche manchmal Einstülpungen der Kernmembran (K) erkennen. Die Lage des Nucleolus (Nl) ist unterschiedlich. Je nach Funktionszustand der Zelle ist

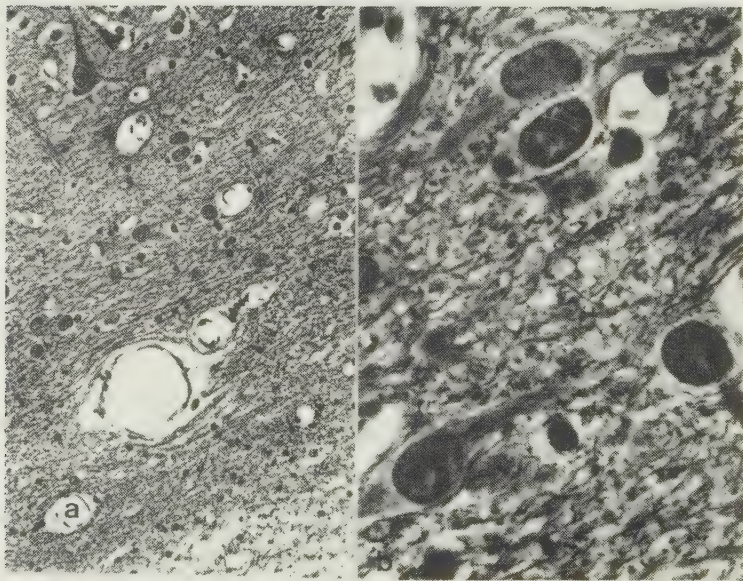


Abb. 13: Lamina multiformis, Temporalrinde, Rind, lichtmikroskopisch, Vergr. 250 x u. 1 000 x

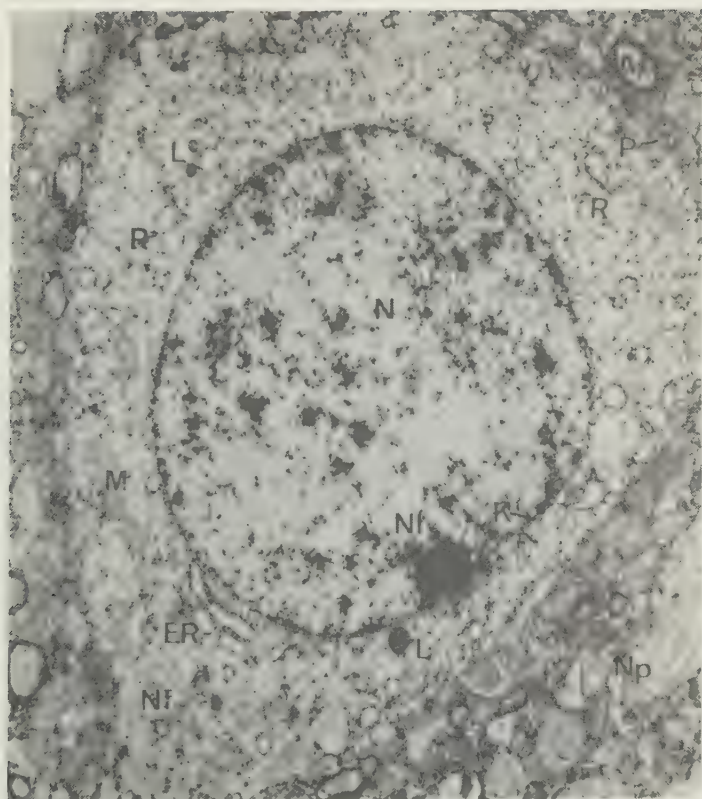


Abb. 14: Lamina multififormis, Sehrinde, Ziege, elektronenmikroskopisch (Vergr. 8 100 x).

P Plasmalemm, Np Neuropil, Ax Axone, ER endoplasmatisches Retikulum, R freie Ribosomen, L Lysosomen, M Mitochondrien, Nf Neurofibrillen, N Nucleus, Nl Nucleolus, K Kernmembran.

er an der Kernmembran, in dessen Nähe oder zentral im Nucleus gelegen. Die Struktur des Kernkörperchens ist wie bei den vorher beschriebenen Nervenzellen.

Das Plasmalemm des Zellkörpers ist außen vom Neuropil umgeben, das in der VI. mehr noch als in der V. Schicht durch seinen Reichtum an myelinumscheideten Axonen auffällt.

Der Übergang der Lamina multififormis in das Mark ist fließend. Neben einer Vielzahl verschieden geschnittener afferenter und efferenter Fasern sind neben Gliazellen (Abb.

15, O) noch vereinzelt multiforme Ganglienzellen zu finden, die sich in der Tiefe des Marklagers verlieren.

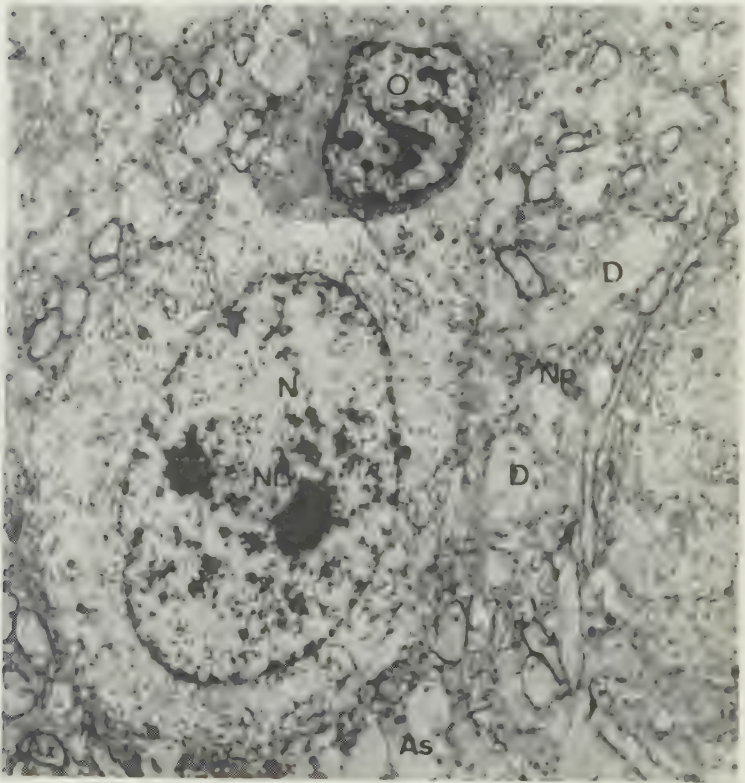


Abb. 15: Lamina multiformis, Schrinde, Ziege, elektronenmikroskopisch (Vergr. 5 850 x)

N Nucleus einer Ganglienzelle mit zwei Nucleoli (N1), O Oligodendrogliazelle, Np Neuropil mit myelinumscheideten Axonen (Ax), Astrozytenfortsätzen (As) und Dendriten (D).

Tab. I: Motorische Rinde (in μ)

Schicht	RIND		SCHAF		ZIEGE	
	Breite	Zellgröße	Breite	Zellgröße	Breite	Zellgröße
I	310		420		290	
II	75	10 mal 6,5 bis 13 x 10	75	10 x 7 bis 13 mal 10	65	13 mal 10
III	430	20 bis 23 mal 13	450	20 bis 25 mal 15	380	22 mal 13
IV	ist bei der motorischen Rinde nicht ausgebildet					
V	570	56 mal 16- 83 mal 25	350	48 mal 18- 72 mal 22	420	50 mal 22
VI	315	13 mal 10- 20 mal 13	305	10 mal 10- 22 mal 13	245	16 mal 13
Gesamt: 1700			Gesamt: 1600		Gesamt: 1400	

Tab. II: Sehrinde (in μ)

Schicht	RIND		SCHAF		ZIEGE	
	Breite	Zellgröße	Breite	Zellgröße	Breite	Zellgröße
I	300		340		225	
II	75	10 bis 13 mal 10	70	10 mal 6,5 - 10 mal 10	75	10 mal 6,5 bis 10 mal 10
III	190	16 - 20 mal 13	170	20 mal 10 bis 12	170	16 mal 10 - 13
IV	310	13 mal 10	160	10 mal 6 bis 13 mal 10	200	10 mal 6 - 13 mal 10
V	335	32 bis 46 mal 17	300	20 bis 42 mal 16	320	28 bis 43 mal 16
VI	290	10 mal 7 - 16 mal 13	260	10 bis 20 mal 10	310	10 bis 16 mal 10
Gesamt: 1500			Gesamt: 1300		Gesamt: 1300	

Tab. III: Temporalrinde (in u)

Schicht	RIND		SCHAF		ZIEGE	
	Breite	Zellgröße	Breite	Zellgröße	Breite	Zellgröße
I	230		225		220	
II	75	10 mal 6 - 10 mal 10	70	10 mal 10	70	10 mal 10 - 13 mal 10
III	225	20 mal 13 - 21 mal 16	240	20 mal 13	230	23 mal 10 - 13
IV	260	10 mal 10 - 13 mal 10	270	10 mal 7 - 16 mal 12	260	10 mal 10 bis 13 mal 10
V	225	30 mal 13 - 35 mal 16	295	26 bis 33 mal 13	260	33 mal 16 bis 36 mal 17
VI	285	10 mal 10 - 13 mal 10	300	10 - 16 mal 10	260	10 bis 13 mal 10
Gesamt: 1300			Gesamt: 1400		Gesamt: 1300	

B. Enzymhistochemische Untersuchungsbefunde

1. Alkalische Phosphatase

Lichtmikroskopisch (Abb. 16 a) kann die alkalische Phosphatase lediglich in den Blutgefäßen nachgewiesen werden. Ganglienzellen, Gliazellen und Neuropil zeigen keine sichtbare Reaktion. Die Niederschläge an den Gefäßwänden nehmen von der Molekularschicht bis in die VI. Schicht zu, wobei die Schnitte, die 10 Minuten inkubiert wurden, intensivere Niederschläge aufweisen als diejenigen, die 5 Minuten dem Substrat ausgesetzt waren. Die Gefäßwände sind mit mehr oder weniger zahlreichen kleinen, dunklen Körnchen bedeckt.

Die Kontrollschnitte weisen keine Niederschläge auf.

Elektronenmikroskopisch (Abb. 16 b) sind dunkle Granula in den 0,2 bis 0,5 u großen Lysosomen (L) nachzuweisen. Die Körnchen sind unterschiedlich verteilt. Sie füllen das ge-

samte Zellorganell aus oder sind als punktförmige, elektrodichte Niederschläge in ihrer Matrix verstreut. Vereinzelt sind die Niederschläge in Form von Lamellen in den Lysosomen zu finden.

2. Saure Phosphatase

Lichtmikroskopisch (Abb. 17 a) lassen sich dunkle Granula mit unterschiedlicher Intensität nachweisen. In der II. und III. Schicht reagieren viele Zellen, die Niederschläge sind jedoch mäßig. Die großen Pyramidenzellen der V. Schicht dagegen lassen in ihrem Cytoplasma zahlreiche dunkle Körnchen erkennen, obwohl weniger Zellen reagiert haben. Die Granula lassen sich weit in die Zellfortsätze verfolgen. Kleine, diffus im Neuropil auftretende Körnchen sind nicht mit Sicherheit als Reaktionsprodukte anzusprechen.

Die Kontrollschnitte weisen keine Niederschläge auf.

Elektronenmikroskopisch (Abb. 17 b) zeigen sich in den durchschnittlich 0,3 μ großen Lysosomen (L) deutliche Bleiphosphatniederschläge. Das Verteilungsmuster ähnelt dem der Niederschläge der alkalischen Phosphatase. Die elektronendichten Granula können auch in Form spiralgewundener Lamellen auftreten.

3. Unspezifische Esterase

Lichtmikroskopisch (Abb. 18 a) zeigt die unspezifische Esterase eine kräftige Reaktion im Bereich der gesamten Rinde. Die Aktivität der Lamina molecularis ist wegen der dort herrschenden Zellarmut gering. In der II. und III. Schicht sind die Zellen deutlich tingiert, die großen Pyramidenzellen der Lamina pyramidalis interna erscheinen tief dunkel gefärbt. Die VI. Schicht reagiert wieder weniger kräftig.

Die Kontrollschnitte bleiben negativ.

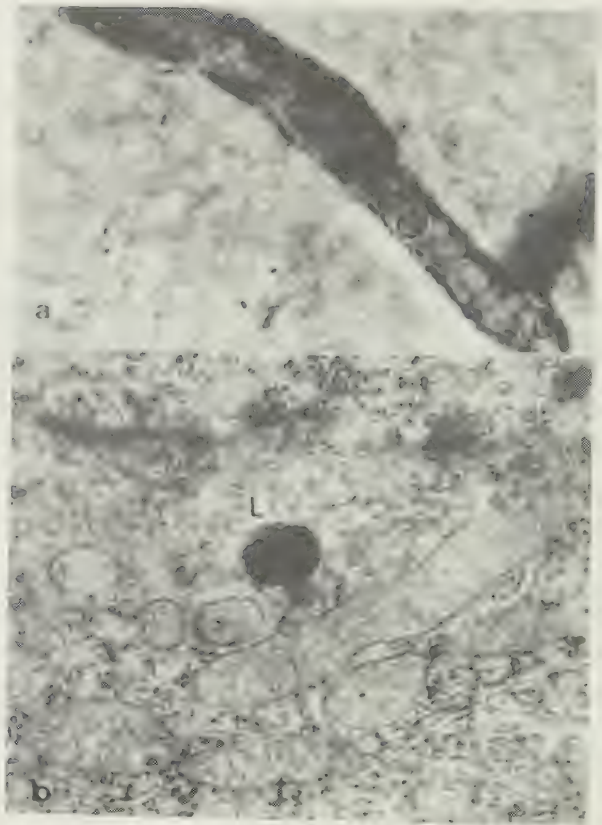


Abb. 16: Alkalische Phosphatase, Sehrinde, Ziege.

- a) Lichtmikroskopisch (Vergr. 1 000 x). Positive Reaktion an den Gefäßwänden
- b) Elektronenmikroskopisch (Vergr. 27 000 x). Niederschläge in einem Lysosom (L)

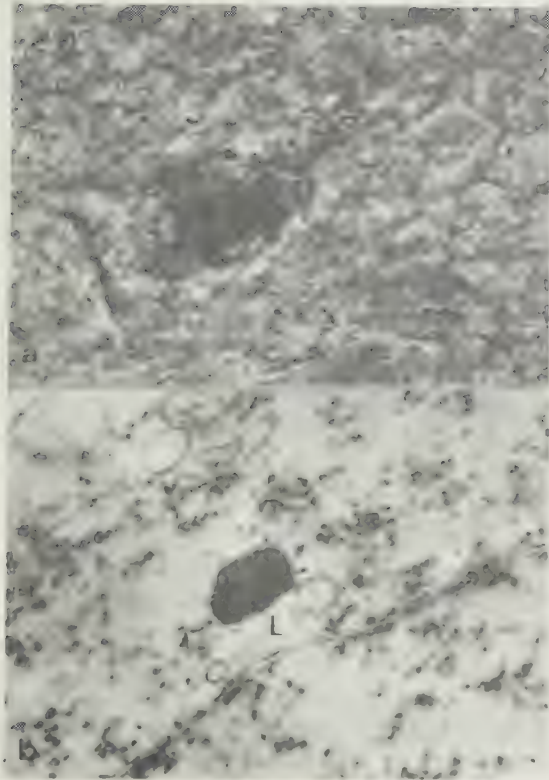


Abb. 17: Saure Phosphatase

- a) Temporalrinde, Ziege, lichtmikroskopisch (Vergr. 1 000 x). Bleiphosphatniederschläge in einer Pyramidenzelle der V. Schicht. Vereinzelt Granula im Neuropil.
- b) Motorische Rinde, Ziege, elektronenmikroskopisch (Vergr. 27 000 x). Niederschläge in lamellärer Form in einem Lysosom (L).

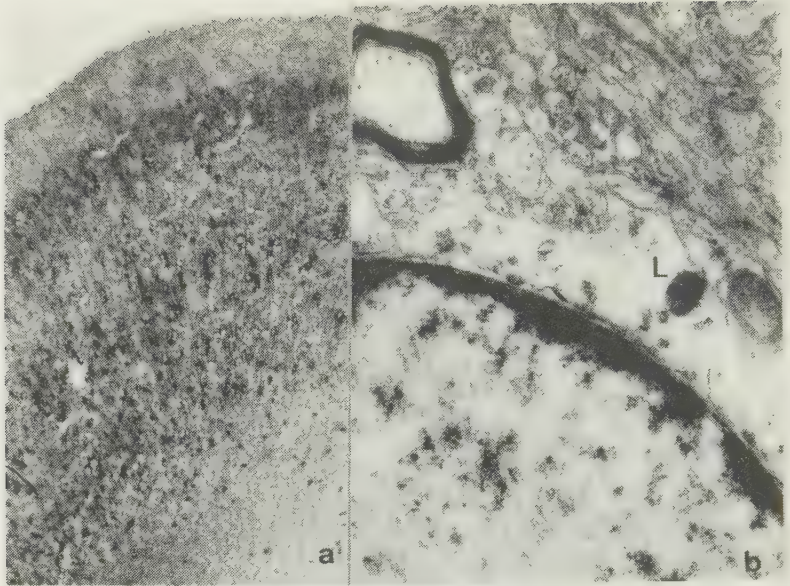


Abb. 18: Unspezifische Esterase

- a) Motorische Rinde, Ziege, lichtmikroskopisch (Vergr. 40 x).
- b) Sehrinde, Ziege, elektronenmikroskopisch (Vergr. 27 000 x), Niederschläge in einem Lysosom (L)

Elektronenmikroskopisch (Abb. 18 b) lassen sich dunkle Niederschläge in den Lysosomen (L) nachweisen. Sie sind in unterschiedlicher Weise von Granula ausgefüllt. Einige besitzen lediglich Einschlüsse an der Innenseite ihrer Einheitsmembran, andere sind diffus von Reaktionsprodukten durchsetzt oder füllen das gesamte Lysosom aus, so daß ähnliche Bilder wie bei der alkalischen und sauren Phosphatase entstehen.

4. Adenosintriphosphatase (ATPase)

Lichtmikroskopisch (Abb. 19 a) sind keine Aktivitätsunterschiede zwischen der Mg^{++} -, (Mg^{++} - Na^{+} - K^{+})- und Ca^{++} -aktivierbaren ATPase und an den verschiedenen Rindenbezirken der motorischen -, Seh- und Temporalrinde festzustellen.

Die Ergebnisse der mit 5%igem Glutaraldehyd fixierten Schnitte sind nicht zufriedenstellend, so daß die Konzentration der Fixierlösung geändert wird (siehe Methodik). Auch die Inkubationsdauer und -temperatur wurde variiert, wobei zu beachten war, daß bei einer Inkubationsdauer, die 45 Minuten überschreitet, die Ergebnisse durch Spontanhydrolyse des Substrates ATP sowie durch Diffusionsartefakte verfälscht werden können (SCHNORR, 1971 b).

Die besten Ergebnisse werden bei einer 1,5%igen Glutaraldehydfixierung und einer Inkubation von 20 Minuten bei Zimmertemperatur festgestellt. Hierbei weisen die Membrana limitans gliae superficialis, die Gefäßwände sowie die Oberfläche der Erythrozyten Bleisulfidniederschläge auf. Das Neuropil zeigt diffuse, teils fleckige, teils über größere Flächen verteilte Niederschläge, aus denen sich die Zellkerne als runde oder ovale, hellere Flecken abheben. Das Cytoplasma der Nerven- und Gliazellen sowie deren Zellmembranen wiesen keine Granula auf. Eine Reduzierung der Bleikonzentration auf die Hälfte bringt keine anderen Ergebnisse.

Bei einer Glutaraldehydkonzentration von 6,25 % und einer Inkubation bei $37^{\circ}C$ über 25 und 45 Minuten zeigen die Gefäßwände, Membrana limitans gliae superficialis und das Neuropil intensive Niederschläge. Bei starkem Abblenden und Fokussieren weist die Zelloberfläche der Ganglien- und Gliazellen sowie die ihrer Ausläufer punkt- und strichförmige Niederschläge auf. Die Zellen erscheinen allerdings verändert. Ihre Kerne sind geschrumpft, das Cytoplasma stellenweise leer, die Zellausläufer spiralig gewunden.

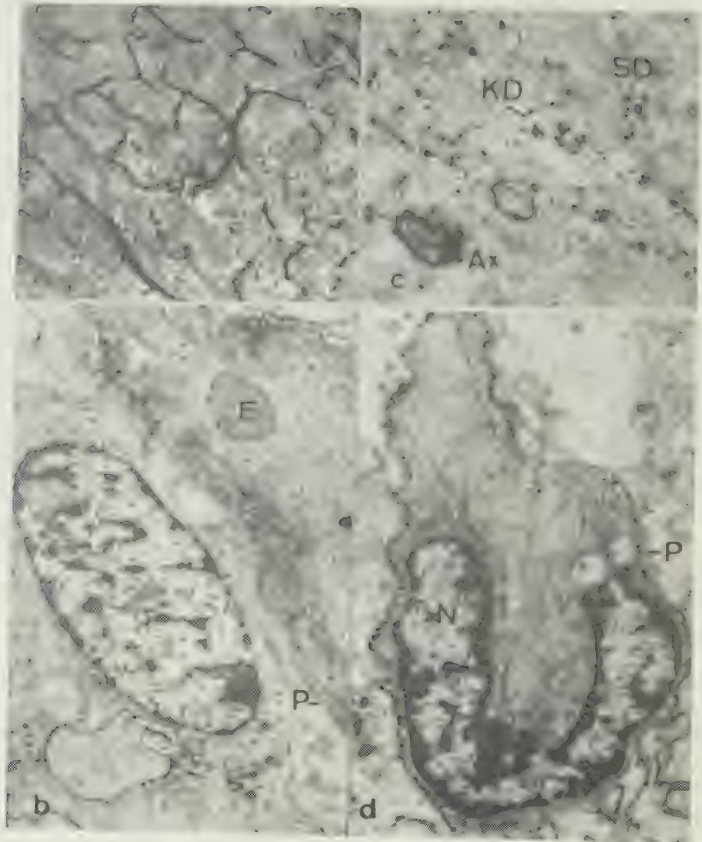


Abb. 19: Mg^{++} -aktivierbare ATPase.

- a) Motorische Rinde, Ziege, lichtmikroskopisch (Vergr. 100 x). Reaktionsprodukte an Gefäßwänden.
- b, c, d) Temporalrinde, Ziege, elektronenmikroskopisch.
- b) Gliazelle mit punktförmigen Niederschlägen am Plasmalemm (P), E Erythrozyt (Vergr. 5 600 x).
- c) Dendrit mit Niederschlägen innen an der Zellmembran und im Cytoplasma eines stachelförmigen (SD) und kopfförmigen Dorns (KD). Ax Axon mit Niederschlägen auf der Myelinscheide (Vergr. 12 800 x).
- d) Endothelzelle mit hufeisenförmigem Kern (N) und mit Niederschlägen am Plasmalemm (P). Vergr. 10 000 x).

Die in Ringerlösung aufbewahrten Nativschnitte zeigen gegenüber den in 6,25%igem Glutaraldehyd fixierten Präparaten eine stärkere Reaktion.

Die Kontrollschnitte reagieren negativ.

Elektronenmikroskopisch wurden die Proben untersucht, die lichtmikroskopisch die besten Ergebnisse aufwiesen. Zusätzlich wurden Ultradünnschnitte von Material verwendet, das mit 2,5, 5 und 6,25%igem Glutaraldehyd fixiert wurde, sowie natives Gewebe. Eine Fixation von 10 Minuten bei 4° C ergaben die günstigsten Ergebnisse.

Die Gefäßwände und Gliazellmembranen (Abb. 19 b, P) weisen elektronendichte Niederschläge auf. Das Plasmalemm der Endothelzellen (Abb. 19 d, P) und die Zellmembranen der Gliazellkörper sowie ihre Ausläufer und Gefäßfüßchen und die Oberfläche der Erythrozyten zeigen punkt- und strichförmige Reaktionsprodukte. Stellenweise ist auch der interzelluläre Zwischenraum mit kleinen Granula ausgefüllt. Weitere Niederschläge sind diffus vereinzelt im Gewebe verstreut, ohne an Zellbestandteile gebunden zu sein. Die Dendritenhülle ist punktförmig von Phosphatniederschlägen bedeckt, die auch im Cytoplasma nahe dem Plasmalemm verteilt liegen. Die elektronendichten Granula lassen sich bis in die Dendritendornen verfolgen (Abb. 19 c, sD, kD). Das Plasmalemm der Ganglienzellkörper und die Membranen ihrer Zellorganellen weisen keine Reaktionsprodukte auf. Bei nativ inkubierten (10 Minuten bei 4° C) und anschließend eine Stunde in Osmiumsäure nachfixierten Schnitten sind vor allem in den Gliazellen elektronendichte Niederschläge punkt- und strichförmig entlang ihrer Zellmembran festzustellen.

Spinalganglionzellen eines zwei Tage alten Kätzchens, die zur Kontrolle in 1,5%igem Glutaraldehyd fixiert und 10 bzw. 20 Minuten bei Zimmertemperatur inkubiert wurden, zeigten bei lichtmikroskopischen Untersuchungen dunkle Niederschläge an der Zelloberfläche. Auch die Satellitenzellen reagierten positiv.

5. Cytochromoxidase (Abb. 20 a)

Die Reaktion der Cytochromoxidase ist nur mäßig. Sie zeigt sich in Form kleiner, dunkler Granula im Cytoplasma der Ganglienzellen und auch in deren Fortsätzen. Die großen Pyramidenzellen der V. Schicht weisen etwas intensivere Niederschläge auf. Eine Zugehörigkeit der Granula an bestimmte Zellstrukturen des Neuroplasmas kann lichtmikroskopisch nicht erkannt werden. Ähnlich verhält es sich mit kleinen, dunklen Körnchen, die vereinzelt im Neuropil zu finden sind.

Die Kontrollschnitte weisen keine Aktivität auf.

6. Succinatdehydrogenase (Abb. 20 b)

Die Reaktion der Succinatdehydrogenase ist ebenfalls mäßig, fällt jedoch kräftiger aus als die der Cytochromoxidase. Die großen Ganglienzellen der Lamina pyramidalis interna reagieren kräftiger als die der III. Schicht. Das Perikaryon der Zellkörper ist mit Formazanniederschlägen durchsetzt, die sich in die Zellausläufer erstrecken. Im Neuropil befinden sich kleine, dunkle Granula; eine Zugehörigkeit an bestimmte Zellstrukturen kann nicht erkannt werden.

Die Kontrollschnitte reagieren negativ.

7. Monoaminoxidase (Abb. 20 c)

Die Reaktion der Monoaminoxidase ist schwach. Kleine, dunkle Granula sind hauptsächlich im Neuroplasma der Ganglienzellen der V. Schicht zu erkennen. Hier lassen sich auch vereinzelt Formazanniederschläge im Neuropil nachweisen. Die Körnchen sind im Cytoplasma des Zellkörpers und der Ausläufer verteilt.

Die Kontrollschnitte weisen keine Reaktionsprodukte auf.

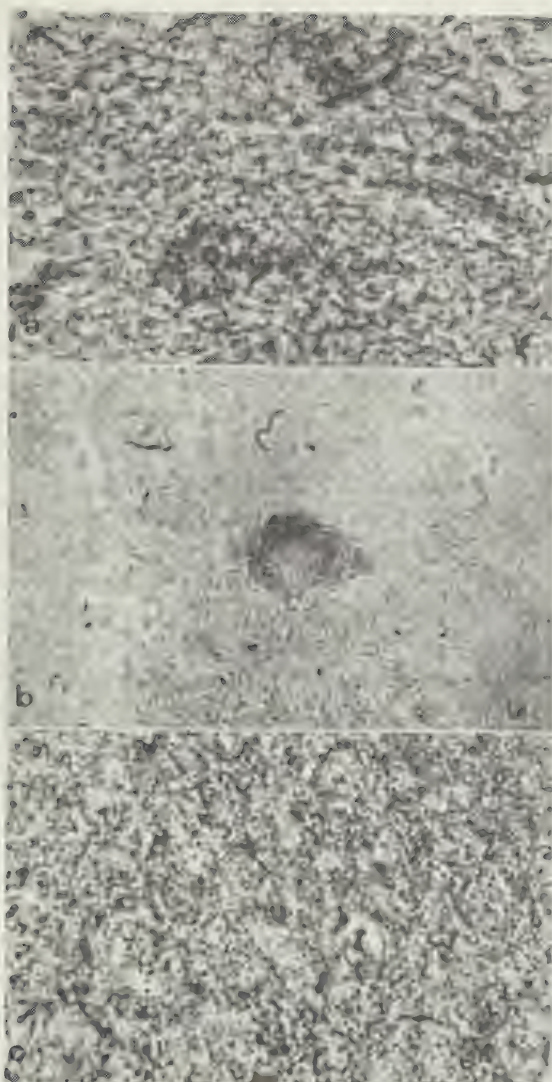


Abb. 2a: Innere Pyramidenschicht, Schrinke, Fliege, lichtmikroskopisch (Vergr. 1 000 x) mit Reaktionsprodukten im Neuroplasma und Neuropil.

- a) Cytochromoxidase
- b) Succinatdehydrogenase
- c) Monoaminoxidase

IV. Diskussion

A. Lichtmikroskopie

Seit den grundlegenden Arbeiten von BRODMANN (1904, 1906, 1909) wird die Großhirnrinde der Säugetiere in sechs Schichten eingeteilt. Abweichend davon wird bei unseren Haussäugern von einer Vierschichtigkeit der Großhirnrinde gesprochen (KÖPPEN u. LÖWENSTEIN, 1905; KRÖLLING-GRAU, 1960; GRAU - WALTER, 1967). SAJONSKI - SMOLLIICH (1972) beschreiben zwar sechs Schichten, heben aber hervor, daß beim Tier die IV. bis VI. Schicht zu einer gemeinsamen Schicht der polymorphen Nervenzellen zusammengefaßt werden kann, woraus ebenfalls ein vierschichtiger Aufbau resultiert.

Aus Abbildung 2 ist ersichtlich, daß auch bei unseren Hauswiederkäuern eine Unterteilung an der Seh- und Temporalrinde in sechs Schichten vorgenommen werden kann. Nur an der motorischen Rinde sind deutlich fünf Schichten zu unterscheiden, da die innere Körnerschicht durch die "Verpyramidisierung" (s. Einleitung) verlorengegangen ist. Auch die übrigen Areale des Cortex cerebri sind beim Tier in sechs (z. B. KLEMPIN, 1921 beim Hund, GUREWITSCH und BYCHOWSKY, 1928 beim Hund, GUREWITSCH und CHATSCHATURIAN, 1928 bei Katze, Löwe) bzw. sogar sieben Schichten nach der Schule von C. und O. VOGT unterteilt (z. B. ALOUF, 1929 bei Schwein, Pferd u.a., ROSE, 1942 beim Schaf).

KÖPPEN und LÖWENSTEIN (1905) untersuchen die motorische, Seh- und Temporalrinde außer bei Carnivoren auch bei Schaf und Ziege. Sie unterteilen die Hirnrinde in einen "vierschichtigen, indifferenten Typus", da Schaf und Ziege die äußere und innere Körnerschicht fehlen soll. Nach meinen Untersuchungen ist jedoch bei Rind, Schaf und Ziege eine schmale, manchmal schwer abgrenzbare Lamina granularis externa ausgebildet. Die Breite der motorischen Rinde geben KÖPPEN und LÖWENSTEIN mit 3,6 mm an, ein Wert, der meine Meßergebnisse weit überschreitet (s. Tab. I).

Sie beschreiben die III. Schicht, also die Lamina pyramidalis interna, als die markanteste Schicht der ganzen Rinde und geben die Größe der Pyramidenzellen mit 35 mal 60 μ an. Nach meinen Messungen sind die Riesenpyramidenzellen der motorischen Rinde beim Schaf durchschnittlich 65 mal 20, die der Ziege 50 mal 20 μ groß. Es stimmen somit ihre Aussagen annähernd mit meinen überein. KÖPPEN und LÖWENSTEIN beschreiben einen fünfschichtigen Aufbau der Sehrinde, da sich zwischen die Schicht der kleinen und großen Pyramidenzellen eine ungefähr 0,3 μ breite Schicht kleiner Sternzellen einschiebt. Die Molekularis soll 0,45 mm und die Ganglienzellschicht 0,54 mm dick sein. Dieser fünfschichtige Aufbau ist bei Schaf und Ziege gleich. Nach meinen Befunden ist die Sehrinde eindeutig in sechs Schichten unterteilt (s. Abb. 2). Die Breitemessungen der I. und (nach KÖPPEN und LÖWENSTEIN) III. Schicht liegen über den Werten, die ich ermittelte. Die Sehrinde ist nach KÖPPEN und LÖWENSTEIN an die Fissura splenialis gebunden. Diesen Irrtum berichtigt BRODMANN (1906), der die Seh- und Motorrinde von Ziege, Zwergmoschustier und Schwein untersucht. Er geht jedoch nicht auf die Zytoarchitektonik ein, sondern beschreibt die Lage der Rindenfelder. KING (1911) findet fünf Schichten bei der motorischen Rinde des Schafes, die im vorderen Bereich des Gyrus frontalis superior 2,5 und im hinteren Teil 3,5 mm breit ist. Auch diese Werte übertreffen meine Meßergebnisse im Bereich des Gyrus praecruciatatus (s. Tab. I). Die Zellgröße der Riesenpyramiden liegen mit 27 mal 15 bis maximal 60 mal 22 μ unter den Werten, die ich ermittelte. RAWITZ (1926) gibt nur eine ungenaue Schilderung der Rinde des Frontal-, Parietal- und Okzipitallappens vom Schaf wieder. Er teilt den Cortex in ein "subpiales Nervennetz" und einen darauf folgenden "Ganglienzellbelag" ein, in dem die Zellgröße von der Oberfläche in die Tiefe zunimmt. ROSE (1942) teilt die Großhirnrinde des Schafes in Anlehnung an C. und O. VOGT in sieben Schichten ein. Die typischen Merkmale der motorischen Rinde, ihre breite Molekularis, das Fehlen der inneren Körnerschicht und die dicht in Reihe stehenden großen Pyramidenzellen der V. Schicht decken sich mit meinen Befunden. Die Sehrinde beschreibt ROSE

als schmal, in der die II. und III. Schicht schlecht voneinander zu trennen sind. Diese Ansicht kann ich nicht teilen, da die II. Schicht aus kleinen Körnerzellen besteht und die III. Schicht aus kleinen bis mittelgroßen Pyramidenzellen und sie dadurch deutlich zu unterscheiden sind. Die innere Körnerschicht beschreibt ROSE als nicht immer deutlich ausgebildeten tristriären (s. S. 52) Typ, was ich ebenfalls nicht bestätigen kann, da ich die Lamina granularis interna des Schafes bei meinen Untersuchungen einschichtig fand. Die Untersuchungsergebnisse der Großhirnrinde der Regio temporalis decken sich mit meinen. STEPHAN (1951) vergleicht die Gehirne von Haus- und Wildtieren, wobei er bei Schaf und Mufflon nicht auf den Feinbau des Gehirns eingeht, wie er es anschließend bei Haus- und Wildschwein macht. SYRING (1956) findet bei ihrer Suche nach Spezialzellen in der Großhirnrinde verschiedener Säugetiere beim Schaf in allen Rindenbezirken außer dem Okzipitallappen in der III. und V. Schicht sog. "Umfassungszellen". Sie versteht darunter Zellen, deren Apikaldendrit sich gabelförmig nach seinem Abgang vom Zelleib in zwei gleich starke, zur Peripherie verlaufende Äste teilt, die die Zellen der nächsten Schicht "umfassen". Sie sollen in der Lage sein, von zwei Seiten her nervöse Impulse zu empfangen. Sternzellen, die breiter als hoch sind und deren Dendriten nach allen Seiten streben, werden hauptsächlich in der IV. Schicht der Sehrinde gefunden.

Unterschiede im Rindenaufbau von Rind, Schaf und Ziege

a) Motorische Rinde

Die motorische Rinde (Abb. 2 c) bei Rind und Schaf besitzt agrulären Charakter. Wie schon KÖPPEN und LÖWENSTEIN (1905) erkannten, ist die innere Körnerschicht nicht ausgebildet. Die äußere Körnerschicht, die nach KÖPPEN und LÖWENSTEIN ebenfalls fehlen soll, ist nach meinen Untersuchungen bei Rind, Schaf und Ziege als durchschnittlich 70 u

breite Schicht zu erkennen, obwohl sie stellenweise mit der Lamina pyramidalis externa eng verschmolzen ist. Die Zellen der II. Schicht sind größtenteils pyramidenförmig ausgebildet. Dadurch und durch die mächtige Entwicklung der III. und V. Schicht, die ausnahmslos aus Pyramidenzellen bestehen, resultiert der agranuläre Charakter der motorischen Rinde.

Bei der Ziege kommen in der äußeren Körnerschicht des motorischen Cortex vereinzelt runde und ovale Zellen vor, die stellenweise sogar zu Zellhaufen zusammengelagert sind. Die Pyramidenzellen der Lamina pyramidalis interna sind kleiner als bei Rind und Schaf (s. Tab. I). Die "Verpyramidisierung" der Ganglienzellen ist bei der Ziege nicht so ausgeprägt und damit der motorische Cortex nicht so typisch gebaut wie bei Rind und Schaf.

BELL und LAWN (1956) haben bei der Ziege nach elektrischer Stimulation verschiedener Punkte des motorischen Cortex isolierte Bewegungen des Rumpfes und der Gliedmaßen ausgelöst. Die Pyramidenzellen der V. Schicht weisen recht unterschiedliche Größen zwischen den einzelnen Tierarten auf (s. Tab. IV). Dabei ist eine Beziehung zwischen Körpergröße und Größe der Pyramidenzellen nicht herzustellen, da z. B. die Pyramidenzellen des Rindes mit durchschnittlich 60 mal 20 μ wesentlich kleiner sind als die der Katze, bei der BRODMANN (1904) eine maximale Größe von 106 mal 32 μ feststellt. Auch innerhalb einer Ordnung kann das Körpergewicht nicht ausschlaggebend sein, denn die größten Pyramidenzellen messen beim Schaf 72 mal 22, bei der Ziege nur 49 mal 22 μ . Wahrscheinlicher ist die Annahme BRODMANNs, daß die Größe der Pyramidenzellen von der Differenziertheit ihrer Aufgaben und der Zahl ihrer intrakortikalen Verknüpfungen abhängig ist.

Tab. IV:

Autor	Maximalgröße der Pyramidenzellen (in μ)	Tierart
SCHLAPP (1902)	44 mal 37	Pferd
	61 mal 46	Katze
	72 mal 32	Hund
BRODMANN (1904)	106 mal 53	Mensch
	133 mal 60	Löwe
	100 mal 60	Tiger
	106 mal 32	Katze
	40 mal 18	Kaninchen
KÖPPEN u. LÖWEN- STEIN (1905)	66 mal 35	Schaf, Ziege
SYRING (1956)	50 mal 35	Hund
CLARA (1959)	120 mal 60	Mensch
Eigene Unter- suchungen (1973)	83 mal 23	Rind
	72 mal 22	Schaf
	49 mal 22	Ziege

b) Sehrinde

Die Sehrinde (Abb. 2 a) des Okzipitalpols ist bei Rind, Schaf und Ziege nicht so deutlich wie beim Menschen als granulärer Rindentyp ausgeprägt. Die äußere und innere Körnerschicht ist zwar gut entwickelt, die III. und V. Schicht besteht aber bei den untersuchten Tieren aus mittelgroßen bis großen, dreieckigen Pyramidenzellen, so daß die Sehrinde nicht den typischen agranulären Aufbau besitzt, wie er beim Menschen (CLARA, 1959), bei Nagern (BRODMANN, 1906; ALOUF, 1929; von VOLKMANN, 1926) und Fleischfressern (KLEMPIN, 1921; GUREWITSCH u. BYCHOWSKY, 1928; OTSUKO u. HASSLER, 1962) beschrieben wurde.

BRODMANN (1904) teilt die innere Körnerschicht der Sehrinde in Unterschichten ein. Er unterscheidet den tristriären (zwei getrennte Körnerlagen mit intermediärer Zwischen-

schicht), bistriären (zellarme äußere, zellreiche innere Schicht) und unistriären Typus (Verbreiterung und Verdichtung der Körnerlage). Ziege, Zwergmoschustier und neugeborenes Schwein teilt er dem tristriären Typus zu, dem adulten Schwein geht die Dreischichtigkeit verloren. KLEMPIN (1921) beschreibt beim Hund die tristriäre Form, GUREWITSCH und BYCHOWSKY (1928) ebenfalls, während die gleichen Autoren (1928) bei Katze und Löwe die IV. Schicht ungeteilt finden. ALOUF (1926) zählt die innere Körnerschicht des ausgewachsenen Schweines zu der dreigeteilten Form, die des Pferdes zu der ungeteilten. ROSE (1942) berichtet von dem tristriären Typus des Schafes, STEPHAN (1951) von der gleichen Form beim Schwein, während SYRING (1956) die Lamina granularis interna des Schafes ungeteilt vorfindet. OTSUKO und HASSLER (1962) ordnen die Sehrinde der Katze der bistriären Form zu.

Bei Rind, Schaf und Ziege ist die IV. Schicht der Sehrinde nach meinen Untersuchungen ungeteilt (s. Tab. V).

Diese widersprechenden Befunde lassen die Schwierigkeit der Untersuchung von Rindenstrukturen erkennen. Die Frage, ob der unterschiedliche Feinbau der Sehrinde in Zusammenhang mit Sehvorgängen zu bringen ist, wird von ALOUF, v. VOLKMANN und SYRING diskutiert. Bei der Unterteilung der IV. Schicht ist die äußere Unterschicht IV a als Endpunkt der afferenten thalamo-corticalen Fasern des gleichseitigen Auges aufzufassen, während die innere Schicht IV c für das gegenseitige Auge verantwortlich sein soll. Die mittlere Unterschicht IV b ist als Verknüpfungszone der getrennt aufgenommenen Lichtreize des gleichen Gesichtsfeldes beider Augen aufzufassen. Die von SYRING gefundenen großen Sternzellen mit ihren nach allen Seiten abzweigenden Fortsätzen könnten die Koordination zwischen innerer und äußerer Unterschicht bewirken.

Ein Zusammenhang zwischen bin- und monokulärem Sehen und ungeteilter bzw. geteilter innerer Körnerschicht scheint nicht zu bestehen. Zwar besitzen die meisten Wirbeltiere, deren Augen nach vorne gerichtet sind, eine bi- oder tri-

striäre Schicht (siehe Tab. V), die innere Körnerschicht bei Kaninchen und Eichhörnchen, deren Augen nach der Seite gerichtet sind, ist jedoch ebenfalls in Unterschichten geteilt. Bei Katze und Löwe findet sich eine unistriäre Lamina granularis interna, obwohl diese Tiere zu den Spezies gehören, die durch die Art ihrer Nahrungsbeschaffung bedingt binokulär sehen.

Diese zum Teil als Hypothesen aufgestellten Beziehungen zwischen der Zytoarchitektonik der Sehrinde und dem mon- und binokulären Sehen bedürfen noch weiteren Untersuchungen.

Tab. V

Autor	innere Körnerschicht	Tierarten
BRODMANN (1904)	unistriär	Kleine Nager, fliegen- der Hund, adultes Schwein
(1906)	bistriär tristriär	Katze, Kaninchen Primaten, manche Car- nivoren, Schaf, Ziege, Zwergmoschustier, neu- geborenes Schwein
KLEMPIN (1921)	tristriär	Hund
ALOUF (1926)	unistriär bistriär tristriär	Pferd, Igel, Maus, Fle- dermaus, Eichhörnchen, Kaninchen, Primaten, Schwein, Katze, Hund
von VOLKMANN (1926)	tristriär	Eichhörnchen
GUREWITSCH und BYCHOWSKY (1928)	tristriär	Hund
GUREWITSCH und CHATSCHATURIAN (1928)	unistriär	Katze, Löwe
ROSE (1942)	tristriär	Schaf
STEPHAN (1951)	tristriär	Schwein
SYRING (1956)	unistriär	Schaf
OTSUKO und HASSLER (1962)	bistriär	Katze
Eigene Untersu- chungen (1973)	unistriär	Rind, Schaf, Ziege

c) Temporalrinde

Die Temporalrinde (Abb. 2 b), die mit Hörvorgängen in Zusammenhang gebracht wird, ist nicht so charakteristisch ausgebildet wie die motorische und Sehrinde. Sie besitzt einen granulären Charakter, der jedoch nicht so ausgeprägt wie bei der Sehrinde ist.

STEPHAN (1951) findet beim Schwein die Körnerzellen der II. Schicht in Gruppen zusammengelagert. Bei der Ziege, weniger deutlich bei Rind und Schaf, ist eine Anhäufung von 3 bis 6 Zellen in der äußeren Körnerschicht zu beobachten. Nach STEPHAN ist die innere Körnerschicht nicht überall ausgebildet. Nach meinen Untersuchungsbefunden ist sie jedoch bei Rind, Schaf und Ziege als 260 bis 270 μ breite Schicht vorhanden. Spezifische "Hörzellen", wie sie nach CAJAL (1902) und DE CRINIS (1933) in der Temporalrinde des Menschen vorkommen und die SYRING (1956) als "quergestellte Spindelzellen" in der Temporalrinde und anderen Rindenbezirken des Schafes beschreibt, können von mir nicht gefunden werden.

B. Elektronenmikroskopie

Während systematische lichtmikroskopische Darstellungen von der Zytoarchitektonik der Großhirnrinde sehr vielfältig und bei den verschiedensten Tierarten durchgeführt wurden, fehlen bisher noch entsprechende elektronenmikroskopische Darstellungen.

Der Feinbau der Molekularschicht wurde von HORSTMANN (1957) bei der Schildkröte und Katze, von HAGER (1959) beim Goldhamster und von GAREY (1971) bei der Katze untersucht. Meine Ergebnisse bei Rind, Schaf und Ziege decken sich weitgehend mit diesen Befunden. Die das ektodermale Gewebe abgrenzende Basalmembran liegt als feine, dünne Linie unter der Pia mater. Das Neuropil zwischen den Gliazellen und selten vorkommenden Ganglienzellen besteht aus einer Vielzahl dicht gepackter und verschieden großer Ausläufer, die tie-

fer gelegenen Nervenzellen entstammen. Nach WOLFF (1965) liegen zwischen ihnen Astrozytenausläufer in Form von "Lamellen und finger- oder dornartigen Fortsatzteilen". Sie sind als "zelluläre Füllmasse" in fast vollkommener Oberflächenanpassung zwischen die Konturen der nervösen Fortsätze gleichsam "eingegossen".

Der dadurch zwischen den 75 - 80 Å breiten Membranen entstehende extrazelluläre Raum ist nur 150 - 200 Å breit (HORSTMANN, 1957; HAGER, 1959; DE LORENZO, 1961; PETERS et al. 1970) und nimmt 5 - 7 % des Gesamthirnvolumens ein (HORSTMANN und MEVES, 1959).

Die Zusammensetzung der Grundsubstanz dieses extrazellulären Raumes ist nicht bekannt. HESS (1953) hält sie an Hand histochemischer Untersuchungen für Mucopolysaccharide oder Mucoproteine. Die schwankende Größe des Interzellularraumes kann nach TORACK (1965) von einer unterschiedlichen Zusammensetzung der Zellmembran oder des intrazellulären Eiweißes abhängig sein. Elektronenmikroskopisch darstellbares dichtes Material im interzellulären Raum kann auch Bestandteil des äußeren Blättchens der Zellmembran sein (BONDAREFF, 1966).

In der II. und IV. Schicht ist das endoplasmatische Retikulum der kleinen Pyramidenzellen gleichmäßig im Neuroplasma verteilt. In den mittelgroßen und großen Ganglienzellen der äußeren und inneren Pyramidenschicht ist es dagegen schollenartig angeordnet. Zwischen den Schollen entstehen "Plasmastraßen" (ANDRES, 1961), in denen Mikrotubuli, Neurofilamente, Mitochondrien und Lysosomen liegen. Das unterschiedlich weite Lumen der Tubuli und Zisternen des endoplasmatischen Retikulums kann Ausdruck verschiedener funktioneller Zustände oder auch, wie PETERS (1970) annimmt, durch die Fixierung bedingt sein. Typisch für die mittelgroßen und großen Pyramidenzellen ist die deutliche Ausbildung des endoplasmatischen Retikulums an der Aufgabelung der Spitzendendriten.

Einbuchtungen der doppelblättrigen Kernmembran kommen bei den Ganglienzellen aller Schichten vor und sind nicht nur bei den großen Pyramidenzellen der V. Schicht (KAISERMAN - ABRAMOFF u. PETERS, 1972) und den Pyramidenzellen des Ammonshorns (BLACKSTAD, 1967) zu finden. Bei den großen Pyramidenzellen der V. Schicht kommen sie fast in jeder Zelle vor. In den Einstülpungen befinden sich zahlreiche Ribosomen und nur in einzelnen Fällen zieht das endoplasmatische Retikulum in sie hinein. Das gewellte äußere Blättchen der Kernmembran ist stellenweise mit Ribosomen bedeckt, die ihr nicht nur dicht anliegen (PETERS et al. 1970) sondern sie auch berühren (Abb. 9 b).

Die Lokalisation des Nucleolus ist von der Rotation des Kerns abhängig (POMERAT et al. 1964). Er kann bei Schnitten zentral oder an der Kernmembran liegend gefunden werden. Die Einstülpungen der Kernmembran an dieser Stelle und die zahlreichen freien Ribosomen und Mitochondrien im gegenüberliegenden Cytoplasma scheinen Ausdruck gesteigerter Syntheseleistungen zu sein. Auch zwei Kernkörperchen können verschiedentlich gefunden werden.

Nach SARKISSOW und BOGOLEPOW (1967) werden 15 % der Dendritenoberfläche von Synapsen eingenommen, die sich zum größten Teil an den Dendritendornen befinden. Die synaptischen Membranen nehmen nicht mehr als $1/6$ der Oberfläche der Dornen ein. Die Verteilung der "spines" ist unterschiedlich. Bei den Pyramidenzellen der Katze kommen an der Dendritenbasis 5 - 18, in der Verzweigungszone 200 - 758 und in der Terminalzone 1337 - 3427 Dendritenstacheln vor (MUNGAI, 1967). Die durchschnittliche Anzahl von spines bei Landsäugetern schwankt zwischen 0,8 und 1,2 Dornen auf der Strecke von 1μ (KRAUS u. PILLERI, 1969).

Die Form der Dornen ist verschieden. In der Sehrinde der Ziege überwiegen stab-, kolben- oder kopfförmige mit einer durchschnittlichen Länge von 0,9 - 2 und einer Breite von 0,3 - 0,8 μ . Im sensorischen Cortex der Ratte kommen gestielte, abgerundete, sesselförmige oder kuppelförmige

"spines" verschiedener Größe vor (JONES u. POWELL, 1969). Ihre durchschnittliche Länge bei der Katze beträgt 2 μ , nach JACOBSON (1967) bzw. nach KAISERMAN - ABRAMOFF und PETERS (1972) 2,5 μ .

An der Großhirnrinde der Ratte werden von GRAY (1959) axosomatische Synapsen von symmetrischem Typ mit gleichmäßigen Verdichtungen an der prae- und postsynaptischen Membran beschrieben. Axo-dendritische Synapsen können nach GRAY sowohl symmetrisch als auch unsymmetrisch sein. Die praesynaptische Membran der axonalen Fortsätze und der Axonendigungen besitzt nur geringe Verdichtungen. Das Axoplasma ist von durchschnittlich 300 - 600 $\text{\AA}$ großen synaptischen Bläschen durchsetzt. Der synaptische Spalt ist 300 $\text{\AA}$ breit und mit feinem, dichtem Material ausgefüllt. Bei meinen Präparaten liegt es in Form kleiner, dunkler Granula vor, ist aber nicht zu "plaques" in der Mitte des synaptischen Spaltes konzentriert, wie es PETERS und KAISERMAN - ABRAMOFF (1969) bei der Ratte beschreiben. Im synaptischen Spalt können auch "interlamelläre Elemente" von faden- und zapfenartiger Gestalt vorkommen, die der prae- und postsynaptischen Membran angeheftet sind und den Spalt teilweise überbrücken (VAN DER LOOS, 1963, 1965). An Stellen des Kontaktes sind die Membranen nach Untersuchungen von DE ROBERTIS (1962) an der Großhirnrinde der Ratte 70 $\text{\AA}$ dick. Das postsynaptische Cytoplasma ist charakterisiert durch Verdichtungszone, die punkt- und fadenförmige elektronendichte Strukturen des Dendritenzytoplasmas darstellen. Sie sind der postsynaptischen Membran angeheftet und reichen nach DE ROBERTIS 200 bis 670 $\text{\AA}$ in das Neuroplasma hinein. Das Dendritenzytoplasma weist weiterhin feine wolkige und filamentöse Verdichtungen auf. Dornenapparate (GRAY, 1959) sind vereinzelt in den Dendritendornen zu finden. BARRANTES und LUNT (1970) haben bei elektronenmikroskopischen Untersuchungen an der Großhirnrinde der Ratte gefunden, daß unter dem Einfluß von Enzymen die synaptischen Vesikel zer setzt werden können und nur ein netzartiges Gerüst sichtbar bleibt. Trypsin verdaut die synaptische Region und läßt nur die postsynaptische Zone und Teile der inter-

synaptischen Spalten übrig. Die chemische Zusammensetzung des "synaptischen Komplexes" (synaptische Bläschen und prae-synaptische Membran, nach PETERS et al. 1970) und der post-synaptischen Strukturen scheint sich von der übrigen Bestandteile der Nervenzellen zu unterscheiden. Synapsenähnliche Verbindungen, die nur halb so breit sind wie die eigentlichen Synapsen, werden als "puncta adhaerentia" bezeichnet (nach KAISERMAN - ABRAMOFF u. PETERS, 1972). Im Axoplasma befinden sich keine synaptischen Bläschen, sondern nur filamentöse zytoplasmatische Verdichtungen. Die "puncta" scheinen Anheftungsfunktionen zu besitzen (PETERS et al. 1970). Untersuchungen an wachsendem Nervengewebe zeigen, daß bis zum vierten postnatalen Tag bei der Ratte die Kontaktflächen der synaptischen Membranen durch desmosomenähnliche, symmetrische Verdickungen charakterisiert sind (JONES u. REVELL, 1970).

C. Enzymhistochemie

Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen über das Vorkommen von Enzymen in der Großhirnrinde der Wiederkäuer wurden bisher noch nicht durchgeführt.

1. Alkalische Phosphatase

Die alkalische Phosphatase läßt sich im Cerebrum von Ratte, Maus, Meerschweinchen, Kaninchen, Katze und Kühen in Gefäßwänden, im Perikaryon und Nucleus der Nervenzellen und im Neuropil nachweisen (SHIMIZU, 1950). Die Niederschläge im Zellkern können auf die lange Inkubationsdauer (90 - 180 Minuten) zurückzuführen sein, die eine Diffusion der Reaktionsprodukte vom Ort ihres Entstehens bewirkt (Literatur nach REALE u. LUCIANO, 1967). Bei quantitativen biochemischen Untersuchungen zeigt sich in der motorischen Rinde des Totenkopffähchens ein Aktivitätsmaximum in der III. Schicht und in der Sehrinde in der Lamina molecularis (ROBINS et al.

1956). Die Gefäßwände des Cortex cerebri des Meerschweinchens reagieren positiv (FELGENHAUER, 1962, 1963). TEWARI und BOURNE (1962) untersuchen die Großhirnrinde der Ratte, können jedoch keine Aktivitäten in den Ganglienzellen feststellen. Am Spinalganglion der Ratte lassen sich Niederschläge in den Gefäßwänden nachweisen (NOVIKOFF, 1967). Im Ganglion mesentericum der Katze und im Spinalganglion von Katze und Totenkopffäffchen findet sich die alkalische Phosphatase in Zellmembranen, Neuropil und Blutgefäßen, in der Großhirnrinde von Ratte und Totenkopffäffchen eine kräftige Reaktion in Gefäßwänden und Neuropil, während der Nucleolus nur mäßige Reaktionen aufweisen soll (SHANTA et al. 1967, 1968). Im Ganglion semilunare weist LIEDEL (1971) das Enzym im peripheren Bereich der Ganglienzellen und im Cytoplasma der Amphizyten nach, die Gefäße reagieren kräftig. Gefäßwände und Neuropil im Nucleus ruber des Huhnes zeigen Niederschläge (OVTCHAROFF u. GOSSRAU, 1972).

Die Mehrzahl der Autoren beschreiben die Lokalisation der alkalischen Phosphatase in den Gefäßwänden und im Neuropil. Nur wenige (SHIMIZU, LIEDEL) weisen sie auch im Zellkern bzw. im Cytoplasma nach. Dies könnte mit den o.a. Diffusionsartefakten zu erklären sein, zumal bei meinen elektronenmikroskopischen Untersuchungen keine Granula im Kern oder Cytoplasma zu finden waren.

Die Reaktionsprodukte finden sich nach meinen Untersuchungen in unterschiedlicher Form als elektronendichte Niederschläge in den Lysosomen. Die lichtmikroskopischen Untersuchungen zeigen positive Reaktionen in den Gefäßwänden, an der Oberfläche der Erythrocyten und vereinzelt im Neuropil. Eine unterschiedliche Reaktionsintensität zwischen motorischer, Seh- und Temporalrinde kann nicht festgestellt werden.

Von resorptiven Geweben (Niere, Darm u.a.) ist bekannt, daß die alkalische Phosphatase indirekt an dem transzellulären Stofftransport beteiligt ist. Ihre Funktion im Nervengewebe ist noch weitgehend ungeklärt. SHIMIZU (1950) bringt das

Vorkommen der alkalischen Phosphatase in den Gefäßwänden und Gliazellen in Zusammenhang mit dem Transport phosphathaltiger Substanzen, während BOURNE (zit. nach TEWARI u. BOURNE, 1962) eine Mitbeteiligung an Erregungsvorgängen an Synapsen für möglich hält. Auch eine Beteiligung am Stofftransport zwischen Glia- und Ganglienzelle, eventuell durch Permeabilitätsänderungen der Zellmembran scheint nicht ausgeschlossen (LIEDEL, 1971).

2. Saure Phosphatase

In der Großhirnrinde von Maus, Ratte, Meerschweinchen, Katze und Huhn reagieren Nervenzellen und Neuropil positiv. Die großen Neurone weisen besonders kräftige Niederschläge auf. Die Gliazellen und ihre Kerne sollen Reaktionsprodukte beinhalten (SHIMIZU, 1950). Im motorischen und somatosensorischen Cortex der Ratte läßt sich das Enzym deutlich in den großen Pyramidenzellen nachweisen, die kleinen Neurone und Zellausläufer sind weniger intensiv gefärbt (MEATH u. POPE, 1950). Bei quantitativen Untersuchungen an der motorischen und der Sehrinde des Totenkopffäffchens findet sich eine hohe Aktivität in der motorischen Rinde in den Schichten I bis III. Es folgt eine fortschreitende Abnahme der Reaktion von der IV. Schicht bis in die Markzone. In der Sehrinde ist die Aktivität von der I. bis zur V. Schicht gleich stark, von der VI. Schicht gegen das Marklager beginnt ein plötzliches Absinken (ROBINS et al. 1956). Feine Granula zeigen sich in den Ganglienzellen der Rinde der Ratte (TEWARI u. BOURNE, 1962), im Perikaryon und Neuropil im Cortex cerebri des Meerschweinchens (FELGENHAUER, 1963) und im Cytoplasma der Pyramidenzellen im motorischen Cortex des Kaninchens (COIMBRA u. TAVARES, 1964). Im Spinalganglion von Katze und Totenkopffäffchen finden sich positive Niederschläge im Cytoplasma der Ganglienzellen, mäßige Reaktionen im Nucleolus und eine perinukleäre sowie in der Peripherie des Cytoplasmas vorherrschende Aktivität der Satellitenzellen, während in der Großhirnrinde von Ratte und Totenkopffäffchen eine

wechselnde Intensität der Niederschläge nachzuweisen ist. Die großen Pyramidenzellen der V. Schicht heben sich besonders deutlich hervor. Nervenfasern und synaptische Endigungen reagieren weniger kräftig (SHANTA et al. 1967, 1968). Im Spinalganglion der Ratte und im Ganglion semilunare von Maus, Ratte und Kaninchen wird die Lokalisation der sauren Phosphatase nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen in den Lysosomen, im Golgiapparat und im endoplasmatischen Retikulum beschrieben (KALINA u. BUBIS, 1968). Im Ganglion semilunare des Rindes lassen sich im Cytoplasma der Ganglienzellen kräftige, in den Satellitenzellen mäßige oder keine Niederschläge nachweisen (LIEDEL, 1971). Im Nucleus ruber des Huhnes reagiert sie in großen Ganglienzellen kräftiger als in kleinen (OVTCHAROFF u. GOSSRAU, 1972).

Die zytoplasmatische Reaktion ist nach meinen lichtmikroskopischen Untersuchungen in den großen Pyramidenzellen kräftiger als in den mittleren, während das Neuropil nur mäßig reagiert. Unterschiede zwischen den verschiedenen Rindenbezirken sind nicht festzustellen. Elektronenmikroskopisch lassen sich Bleiphosphatniederschläge in den Lysosomen nachweisen.

Endoplasmatisches Retikulum, Golgiapparat und Lysosomen weisen hohe Phosphataseaktivität auf bei Spinalganglienzellen der Ratte und werden als GERL-Komplex zusammengefaßt (NOVIKOFF, 1967). Vermutlich stellt der GERL-Komplex einen Transportweg der sauren Phosphatase vom endoplasmatischen Retikulum zu den Lysosomen dar, die im Golgibezirk gebildet werden (HOLTZMAN, 1969).

Die Funktion der sauren Phosphatase im Nervengewebe ist weitgehend ungeklärt. Lysosomen kommen vermehrt im Perikaryon, weniger im Cytoplasma der Dendriten und im Axoplasma vor. Daraus mag die fast zu vernachlässigende Aktivität der sauren Phosphatase im Neuropil resultieren. Ihr gehäuftes Vorkommen in den großen Pyramidenzellen hängt möglicherweise mit den enormen Stoffwechselleistungen dieser hochspezialisierten Zellen zusammen.

3. Adenosintriphosphatase, ATPase

Quantitative biochemische Untersuchungen der motorischen und der Sehrinde des Totenkopffäffchens zeigen, daß die höchste Aktivität in den Schichten I - III herrscht. Es folgt bei der motorischen Rinde eine gleichmäßige Abnahme bis in die Markzone. Die Sehrinde dagegen weist eine gleichmäßige Aktivität der I. bis V. Schicht auf und von der VI. Schicht zum Mark erfolgt ein plötzlicher Abfall (ROBINS et al. 1956). Zu gleichen Ergebnissen kommen HESS und POPE (1958). Die höchste Aktivität der ATPase in der Lamina zonalis schreiben sie dem Aktinomyosinkomplex der Gefäßwandmuskulatur zu. In der Großhirnrinde der Ratte findet sich die Ca^{++} -aktivierbare ATPase ausschließlich in den Kernen von Endothelzellen, die Mg^{++} -aktivierbare in den Nuclei der Nerven- und Gliazellen (NAIDOO, 1962). Die Möglichkeit der Artefaktbildung ist durch unspezifische Bleiphosphatniederschläge wie bei der sauren Phosphatase nicht auszuschließen. Beim Meerschweinchen nimmt die Intensität der Reaktionsprodukte in den Nervenzellen der Großhirnrinde von der I. zur VI. Schicht ab (FELGENHAUER, 1963). Nach TORACK et al. (1963) zeigt die Mg^{++} -aktivierbare ATPase insgesamt eine schwächere Reaktion. Lichtmikroskopisch sind im Cerebrum der Ratte Niederschläge in den Gefäßwänden und den Plasmamembranen perikapillärer Gliazellen nachzuweisen. Bei elektronenmikroskopischen Untersuchungen enthält die Endothelzelle dagegen keine Niederschläge und ihre Plasmamembran nur einige aktive Vesikel. Nach TORACKs Befunden soll sogar die Basalmembran positiv reagieren. Die Plasmamembran der Gliazellen und die Oberfläche der Erythrocyten weisen punktförmige Niederschläge auf. Außerdem beschreiben TORACK und BARNETT (1964) elektronendichte Granula in den Nervenzellmembranen der Großhirnrinde bei der Ratte und im Plasmalemm der Gliadendriten, im dazwischen liegenden Interstitium sowie in den Membranen proximaler Axone und an synaptischen Endigungen. Auch der Golgiapparat der Ganglienzellen soll positiv reagieren. Im Spinalganglion der Ratte hat NOVIKOFF (1967) Bleiphosphatniederschläge in den

Plasmamembranen der Ganglien- und Satellitenzellen sowie in deren Zwischenraum nachgewiesen. Elektronenmikroskopische Untersuchungen (RECHARDT u. KOKKO, 1967) an Vorderhornzellen der Ratte lassen eine Lokalisation der Mg^{++} -aktivierbaren ATPase nur in Mitochondrien erkennen, während die übrigen Bestandteile der Zelle negativ reagieren. Dagegen zeigen die Gefäßwände im Cytoplasma der Endothelzellen pinocytotische Vesikel, in der Basalmembran befinden sich Granula. Den Grund für die Enzymreaktion in den Mitochondrien sehen die Autoren in der kurzen Perfusionsfixierung mit Formalin (10 Minuten) anstelle von Glutaraldehyd, das bekanntlich die Aktivität hemmt (FELGENHAUER, 1963; FRIED, 1965; NOVICKOFF, 1967). Der periphere Zytoplasmabereich (SHANTA et al. 1968) und die Zellmembran von Ganglienzellen sowie Neuropil und Gefäßwände (kräftige Reaktion) in der Großhirnrinde von Ratte und Totenkopffäffchen weisen Reaktionsprodukte auf. Im Ganglion semilunare (LIEDEL, 1971) des Rindes finden sich Granula im peripheren Bereich des Perikaryons, am Anfangsteil der Neuritenhülle und besonders kräftig in den Blutgefäßen.

Bei meinen licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen werden die Mg^{++} -, Ca^{++} - und die (Mg^{++} - Na^{+} - K^{+}) aktivierbaren ATPasen untersucht. Aktivitätsunterschiede zwischen den einzelnen ATPasen sind nicht festzustellen, auch zwischen den verschiedenen Rindenbezirken bestehen keine Unterschiede in der Intensität der Reaktionen. Dagegen sind unterschiedliche Verteilungsmuster der Niederschläge abhängig von dem Prozentgehalt des Fixationsmediums und den verschiedenen Inkubationsbedingungen.

Bei den lichtmikroskopischen Untersuchungen zeigen in allen Fällen die Membrana limitans gliae superficialis, die Gefäßwände (hauptsächlich in den tiefen Rindenbezirken) und die Oberfläche der Erythrocyten positive Reaktionen. Das übrige Gewebe weist eine mehr oder weniger intensive gelbbraune Tönung auf, aus der sich die Zellkerne als helle Flecken abheben. Das Plasmalemm der Zellkörper und die Membranen der Ausläufer zeigen nur bei starkem Fokussieren und Abblenden strichförmige Niederschläge.

Um zu besseren Ergebnissen zu gelangen, wurde die Glutaraldehydkonzentration, die Fixationsdauer und die Inkubationszeit und -temperatur variiert (siehe Methodik). Dabei erweist sich, daß die besten lichtmikroskopischen Ergebnisse bei einer 1,5%igen Glutaraldehydkonzentration und einer Inkubation bei Zimmertemperatur über 20 Minuten liegen. Bei einer 6,25%igen Glutaraldehydkonzentration zeigen sich Gewebsveränderungen, die sich in Kernschrumpfung und teilweise leeren Zellkörpern äußern. Von einer längeren Inkubation als 45 Minuten wird abgesehen, da unspezifische Spontanhydrolysen und Diffusionsartefakte nicht auszuschließen sind (SCHNORR, 1971). Bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung erweist sich eine 30 minütige Perfusionsfixierung mit 1,5 % Glutaraldehyd und 5 bzw. 10 Minuten Inkubation bei 4° C als günstigste Versuchsbedingung. In der Endothelzelle sind entlang dem Plasmalemm und im Cytoplasma Niederschläge zu beobachten. An der Basalmembran können im Gegensatz zu den Befunden von TORACK et al. (1963) sowie RECHARDT und KOKKO (1967) keine Granula nachgewiesen werden. Die begrenzenden Membranen der Gliazellkörper, ihrer Ausläufer und die der Gefäßfüßchen weisen elektronendichte Granula auf. Das Plasmalemm der Nervenzellkörper sowie die Membranen ihrer Fortsätze zeigen keine sichtbare Reaktion. Da sich jedoch auch im umliegenden Gewebe verschiedentlich diffuse punktförmige Reaktionsprodukte erkennen lassen, sind unspezifische Hydrolysen nicht auszuschließen.

Die Bleimethode nach GOMORI zum Nachweis spezifischer Phosphatasen bietet nicht immer optimale Bedingungen. Eine Reduktion der Bleikonzentration auf 3 mmol verbessert nach Ansicht von FELGENHAUER (1963) die Enzymreaktion. Biochemiker glauben, daß die Bleiionen die $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ -aktivierbare ATPase total hemmen (FRIED, 1965), während MOSES et al. (1966) es für möglich halten, daß Bleiionen die ATPase selbst zu hydrolysieren in der Lage sind.

Zur Abklärung, ob sich mein abweichender Befund auf eine unterschiedliche Reaktion der verschiedenen Abschnitte des Nervensystems oder durch methodische Fehler begründet,

ist die Mg^{++} -aktivierbare ATPase zur Kontrolle auch am Spinalganglion eines zwei Tage alten Kätzchens nachgewiesen worden. Als Reaktionsbefund erhielt ich wie LIEDEL (1971) Niederschläge im Cytoplasma und an der Oberfläche der Ganglien- und Satellitenzellen.

Die ATPasen in den hochspezialisierten Nervenzellen der Großhirnrinde sind mit den herkömmlichen Methoden bei Großtieren, wo die Materialgewinnung naturgemäß Schwierigkeiten verursacht, schwerer nachweisbar.

Die Funktion der ATPasen im Nervengewebe ist auch heute noch weitgehend ungeklärt. Die Mg^{++} -aktivierbare ATPase ist in den Mitochondrien lokalisiert (RECHARDT u. KOKKO, 1967) und scheint membrangebunden zu sein (ADAMS nach LIEDEL, 1971), ebenso die $(Mg^{++} - Na^{+} - K^{+})$ -aktivierbare, die den $Na^{+} - K^{+}$ -Transport entgegen einem Konzentrationsgefälle durch die Zellmembran katalysiert (TORACK u. BARNETT, 1964; NOVIKOFF, 1967; SCHNORR, 1971 u.a.). Ihre Mitbeteiligung an Erregungsvorgängen besteht möglicherweise u.a. auch in der Synthese von Acetylcholin (TORACK u. BARNETT, 1964).

4. Unspezifische Esterase

Das Cytoplasma der Nervenzellen im Cortex cerebri der Ratte weist positive Reaktionen auf (TEWARI u. BOURNE, 1963). Im Gehirn der Ratte können sowohl bio- als auch histochemisch verschiedene Esterasen gefunden werden. BERNSOHN et al. (1966) unterscheiden eine lösliche Esterase vom Typ A, die sich tropfenförmig im Cytoplasma von Nerven- und Endothelzellen befindet. Eine an Strukturen gebundene B-Esterase findet er im Cytoplasma der Nervenzellen und im Neuropil. Sie wird zusammen mit der Acetylcholinesterase isoliert. Die Lokalisation der C-Esterase ist nicht bekannt. Nach SHANTA et al. (1967) lassen sich im Ganglion mesentericum und Spinalganglion von Katze und Totenkopffäffchen Niederschläge im Cytoplasma der Nervenzellen, im Neuropil

und in den Satellitenzellen nachweisen. 1968 beschreibt er in den Nervenzellen der Großhirnrinde von Ratte und Totenkopffäffchen granuläre Reaktionen. In den Nervenzellen des Ganglion semilunare des Rindes und des Nucleus ruber beim Huhn kann die unspezifische Esterase ebenfalls im Cytoplasma gefunden werden (LIEDEL, 1971; OVTSCHAROFF u. GOSS-RAU, 1972).

Nach meinen Untersuchungen zeigt die unspezifische Esterase in der II., III. und V. Schicht kräftige Niederschläge. Unterschiedliche Reaktionsintensitäten in den verschiedenen Rindenbezirken können nicht festgestellt werden. Bei den elektronenmikroskopischen Untersuchungen ist sie wie bei der alkalischen und sauren Phosphatase in den Lysosomen nachzuweisen.

Die Funktion der unspezifischen Esterase im Nervengewebe ist noch ungeklärt. Nach ihrem Vorkommen in Mikrosomen und Mikrosomenmembranen vermutet BERNSOHN et al. (1966), daß sie an Funktionen des endoplasmatischen Retikulums teilhat. Das Vorhandensein in Lysosomen mag mit intrazellulären lytischen Prozessen wie bei der sauren Phosphatase in Zusammenhang stehen.

5. Succinatdehydrogenase

Im Neocortex von Maus, Ratte, Meerschweinchen und Kaninchen reagiert die III. Schicht am intensivsten, es folgen die I., V. und dann die II., IV. und VI. Schicht. Die Granula befinden sich im Perikaryon und Neuropil (SHIMIZU u. MORIKAWA, 1956). FRIEDE (1960) kann in der Großhirnrinde des Meerschweinchens in der I. Schicht eine mäßige Reaktion nachweisen, in den Schichten II bis IV neben Aktivitäten im Neuropil auch Niederschläge in den Ganglienzellen, während in der V. Schicht die Intensität der Niederschläge in den Nervenzellen überwiegt. Die Zellen der VI. Schicht reagieren schwächer. Ferner kann FRIEDE bei isolierten Ganglienzellen eine perinukleäre Reaktion feststellen, die gegen die Zellmembran und in die Fortsätze hinein immer

mehr abnimmt. Kleinere Nervenzellen zeigen dagegen schwächere Reaktionen. Die III. Schicht im Cortex cerebri der Ratte (THOMAS u. PEARSE, 1961) weist die höchste Aktivität auf. Pathologische Prozesse (Anoxie, Infektionen u.a.) scheinen zunächst jene Rindenbezirke zu befallen, in denen die höchste Succinatdehydrogenaseaktivität vorherrscht. In der Sehrinde des Totenkopffäffchens (GRIMMER, 1961) herrscht in der inneren Körnerschicht, insbesondere in IV c, die höchste Aktivität vor. Die Kapillardichte ist in diesem Bereich ebenfalls am stärksten entwickelt. Die Ganglienzellen im Ganglion mesentericum und Spinalganglion der Katze und des Totenkopffäffchens (SHANTA et al. 1967) zeigen eine mäßige bis kräftige Reaktion, die Satellitenzellen nur eine mäßige. In der Großhirnrinde von Ratte und Totenkopffäffchen ist die Reaktion in den großen Pyramidenzellen der V. Schicht am deutlichsten (SHANTA et al. 1968) und in der I. Schicht etwas stärker als in der II. bis IV. Die VI. Schicht und das Neuropil reagieren nur mäßig. Im Ganglion semilunare des Rindes kann LIEDEL (1970) in den Nervenzellen Niederschläge im Cytoplasma, Neuritenursprungskegel und den Axonen nachweisen. Die Satellitenzellen dagegen weisen mäßige bis kaum wahrnehmbare Reaktionen auf. Im Nucleus ruber des Huhnes (OVTCHAROFF u. GOSSRAU, 1972) reagieren die mittelgroßen Ganglienzellen kräftiger als die großen.

Meine Untersuchungen zeigen, daß die Formazanniederschläge im Cytoplasma der Nervenzellkörper und der Fortsätze lokalisiert sind, wobei die Pyramidenzellen der V. Schicht kräftiger reagieren als die der III.

Die Succinatdehydrogenase ist in den Mitochondrien lokalisiert (THOMAS u. PEARSE, 1961; LIEDEL, 1970 u.a.). Ihr Vorkommen ist proportional dem O_2 -Verbrauch (SHIMIZU, 1956; GRIMMER, 1961). Das gehäufte Vorkommen im Neuropil ist mit dem Reichtum an Mitochondrien im synaptischen Bereich zu erklären (SHANTA et al. 1968). Qualitative histochemische Untersuchungen zeigen, daß die Reaktion in den Gliazellen schwächer ausfällt als in den Ganglienzellen. Quantitative

Untersuchungen jedoch ergeben eine 7 mal höhere Succinatdehydrogenaseaktivität in den Gliazellen (HYDÉN, 1960).

6. Cytochromoxidase

In der motorischen Rinde der Ratte herrscht die höchste Aktivität der Cytochromoxidase in den Schichten I, II und III a vor und geht parallel mit der Zunahme der Kapillardichte (MEATH u. POPE, 1950). Bei elektronenmikroskopischen Untersuchungen läßt sie sich in den Mitochondrien der Kleinhirnrinde der Ratte nachweisen (KERPEL-FRONIUS u. HAJÓŠ, 1967). Im Ganglion mesentericum und Spinalganglion von Katze und Totenkopffäffchen (SHANTA et al. 1967) ist die Reaktion in den Ganglienzellen mäßig kräftig bis kräftig, die in den Gliaelementen nur mäßig. In der Großhirnrinde der Ratte und des Totenkopffäffchens (SHANTA et al. 1968) zeigt die Cytochromoxidase das gleiche Verteilungsmuster wie die Succinatdehydrogenase. Das Perikaryon der Pyramidenzellen, die Ausläufer, ihre Aufzweigungen und synaptischen Endigungen weisen kräftige Niederschläge auf. Die Ganglienzellen des Ganglion semilunare des Rindes (LIEDEL, 1970) lassen in ihrem Cytoplasma granuläre Reaktionsprodukte erkennen, die in den Axonen schwächer sind. Die Satellitenzellen reagieren mäßig.

Das Verteilungsmuster der Cytochromoxidase bei Rind, Schaf und Ziege gleicht nach meinen Untersuchungen dem der Succinatdehydrogenase, nur fällt die Reaktion schwächer aus. Dunkle Granula finden sich im Perikaryon vornehmlich der großen Pyramidenzellen der V. Schicht, die sich bis in deren Fortsätze verfolgen lassen. Im Neuropil zeigen sich vereinzelt Niederschläge.

Quantitative Untersuchungen am Spinalganglion des Kaninchens (HYDÉN, 1960) zeigen, daß die Aktivität der Cytochromoxidase in Gliazellen fast doppelt so groß ist wie in Nervenzellen.

7. Monoaminoxidase

Die Nervenzellen im Ganglion mesentericum und Spinalganglion von Katze und Totenkopffäffchen (SHANTA et al. 1967) weisen in ihrem Cytoplasma mäßige Reaktionen auf. Die Großhirnrinde von Ratte und Totenkopffäffchen (SHANTA et al. 1968) zeigt die gleiche Lokalisation der Monoaminoxidase wie die Cytochromoxidase und Succinatdehydrogenase. Die Intensität der Reaktion ist allgemein schwächer. Lediglich die synaptischen Bezirke zeigen kräftige Niederschläge. Kleine, in Gruppen zusammengelagerte Ganglienzellen im Ganglion semilunare des Rindes (LIEDEL, 1970) weisen Aktivitäten auf, während die großen Nervenzellen, Neuropil und Gliazellen negativ sind.

Die Großhirnrinde der Wiederkäuer läßt nach meinem Material nur schwache Aktivität der Monoaminoxidase erkennen. Im Perikaryon, Dendritenzytoplasma und Axoplasma sind schwarzblaue Niederschläge hauptsächlich in den großen Pyramidenzellen der V. Schicht zu finden. Das Neuropil in diesem Bereich weist nur vereinzelt diffuse Granula auf. Die Nervenzellen der übrigen Schichten sowie das Neuropil zeigen lediglich vereinzelt Reaktionsprodukte. Die Inaktivierung biogener Amine durch das Enzym läßt auf eine Funktion der Monoaminoxidase bei Erregungsmechanismen schließen.

V. Zusammenfassung

Die motorische -, Seh- und Temporalrinde von Rind, Schaf und Ziege wurden licht- und elektronenmikroskopisch sowie enzym-histochemisch untersucht.

Es wurden folgende Ergebnisse gefunden:

1. Die Seh- und Temporalrinde besteht aus sechs Schichten, die motorische Rinde dagegen ist fünfschichtig gebaut.
2. Der motorische Cortex der Ziege weist nicht den charakteristisch "agranulären" Rindentyp wie Rind und Schaf auf.
3. Nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen ist das endoplasmatische Retikulum bei den Zellen der II., IV. und VI. Schicht gleichmäßig im Cytoplasma verteilt, bei den Zellen der III. und V. Schicht in Schollen angeordnet. Die Pyramidenzellen der V. Schicht zeigen häufig Einstülpungen der Kernmembran, in denen Polysomen angereichert sind.
4. Von den Hydrolasen lassen sich die alkalische und saure Phosphatase sowie die unspezifische Esterase in den Lysosomen nachweisen. Die Aktivität der ATPase ist auf das Plasmalemm der Glia- und Endothelzellen beschränkt.
5. Niederschläge der Cytochrom- und Monoaminoxidase sind nur schwach im Cytoplasma der Zellkörper und -fortsätze und vereinzelt im Neuropil nachzuweisen. Die Succinatdehydrogenase reagiert intensiver.

Die Ergebnisse wurden denen anderer Autoren gegenübergestellt und diskutiert.

VI. Literaturverzeichnis

- ANDRES, K.H.: Untersuchungen über den Feinbau von Spinalganglien.
Z. Zellforsch. 55, 1-48 (1961)
- AKERT, K.: Struktur und Ultrastruktur von Nervenzellen und Synapsen.
Klin. Wschr. 49, 509-519 (1971)
- ALOUF, J.: Die vergleichende Cytoarchitectonic der Area striata.
J. f. Psychol. u. Neurol. 38, 5-41 (1929)
- BAGLEY, Ch.: The motor cortex of the brain of the sheep.
Anat. Rec. 21 (1921)
- BARRANTES, F.J. and G.G. LUNT: Enzymatic dissection of cerebral cortex synapses.
Brain Res. (Amst.) 23, 3, 305-313 (1970)
- BELL, F.R. and A.-M. LAWN: Delineation of motor areas in the cerebral cortex of the goat.
J. Physiol. (London) 133, 159-166 (1956)
- BERNSOHN, J., BARRON, K., DOOLIN, P., HESS, A.R., HEDRICK, M.: Subcellular localisation of rat brain esterases.
J. Histochem. Cytochem. 14, 455-472 (1966)
- BETZ, W.: Über die feinere Struktur der Großhirnrinde des Menschen.
Centrbl. f. med. Wissenschaft. 19, 193-195, 209-213, 231-234 (1881 a)
- BLACKSTAD, Th.W.: Cortical Grey Matter - A Correlation of Light and Electron Microscope.
In: HYDÉN, H.: The Neuron.
Ed. Elsevier, Amsterdam - London - New York, 1967

- BÖHME, G.: Die marginale Glia des Cortex cerebri der Ratte.
Z. Zellforsch. 70, 3 (1966)
- BONDAREFF, W.: Elektronenmikroskopischer Beweis für die Existenz einer interzellulären Substanz in der Großhirnrinde der Ratte.
Z. Zellforsch. 72, 4, 487-495 (1966)
- BRODMANN, K.: Demonstrationen zur Cytoarchitektonik der Großhirnrinde mit besonderer Berücksichtigung der histologischen Lokalisation bei einigen Säugetieren.
Allg. Zschr. f. Psychiatr. 61, 5 (1904)
- BRODMANN, K.: Über den allgemeinen Bauplan des Cortex pallii bei den Mammaliern und zwei homologe Rindenfelder im besonderen. Zugleich ein Beitrag zur Furchenlehre.
J. f. Psychol. u. Neurol. 6, 275-400 (1906)
- BRODMANN, K.: Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde.
Leipzig, J.A. Barth, 1909
- BURSTONE, M.S.: New histochemical technique for the demonstration of tissue oxidase (cytochrome oxidase).
J. Histochem. Cytochem. 7, 112-122 (1959)
- CAJAL, R.S.: Studien über die Hirnrinde des Menschen.
3. Heft: Die Hörrinde.
J. A. Barth, Leipzig 1902
- CAMPBELL, D.: Histological studies on the localisation of cerebral function.
University Press, Cambridge 1905
- CLARA, M.: Das Nervensystem des Menschen.
J. A. Barth, Leipzig 1959
- COIMBRA, A. and A.S. TAVARES: Desoxyribonuclease II, acid ribonuclease and acid phosphatase activities in normal and chromatolytic neurons.
Histochem. 3, 509-520 (1964)

- CRINIS, M. de: Über die Spezialzellen in der menschlichen Großhirnrinde.
J. f. Psychol. u. Neurol. 45, 439-449 (1933)
- ECONOMO, C. v.: Die fünf Bautypen der Großhirnrinde.
Allg. Schw. Arch. f. Neurol. 17, 260-269 (1925)
- ECONOMO, C. v. und G. KOSKINAS: Die Cytoarchitektonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen.
Springer Verlag, Berlin 1925
- ECONOMO, C. v.: Zellaufbau der Großhirnrinde des Menschen.
Springer Verlag, Berlin 1927
- ECONOMO, C. v.: Zellaufbau der Großhirnrinde.
Erg. Physiol. 29 (1929)
- ELLENBERGER - BAUM: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere.
18. Aufl. Berlin, Springer 1943
- FAWCETT, D.W.: Die Zelle.
Urban u. Schwarzenberg, München - Berlin - Wien 1969
- FARQUHAR, M.G. and G.E. PALADE: Adenosin triphosphatase localisation in amphibian epidermis.
J. Cell Biol. 30, 359-379 (1966)
- FELGENHAUER, K.L. und STAMMLER, A.: Das Verteilungsmuster der Dehydrogenasen und Diaphorasen im ZNS des Meerschweinchens.
Z. Zellforsch. 58, 219-233 (1962)
- FELGENHAUER, K.: Der Nachweis von spezifischen und unspezifischen Phosphatasen des Nervengewebes.
Histochemie 3, 222-232 (1963)
- FELGENHAUER, K.: Die Lokalisation der spezifischen und unspezifischen Phosphatasen im Meerschweinchengehirn.
Z. Zellforsch. 60, 518-531 (1963)

- FRIEDE, R.: Histochemical investigations on succinat dehydrogenase in the central nervous system. IV. A histochemical mapping of the cerebral cortex of the guinea pig. *J. Neurochem.* 5, 158-171 (1960)
- FRIED, R.: Sodium-potassium activated ATPase from spinal cord of normal and injured rats. *J. Neurochem.* 12, 815-823 (1965)
- GAREY, L.J.: A light and electron microscopic study of the visual cortex of the cat and monkey. *Proc. Royal Soc. London* 179, 21-40 (1971)
- GLENNER, G.G., BURTNER, H.J. and G.W. BROWN: The histochemical demonstration of monoamin oxidase activity by tetrazolium salts. *J. Histochem. Cytochem.* 5, 591-600 (1957)
- GOEBEL, A. and H. PUCHTLER: Untersuchungen zur Methodik der Darstellung der Succinatdehydrogenase im histologischen Schnitt. *Virchows Arch. path. Anat.* 326, 312-331 (1955)
- GOLGI, C.: Der feinere Bau des Zentralnervensystems. Jena 1894
- GOMORI, G.: Further studies on the histochemical specificity of phosphatases. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 72, 449 (1949)
- GRAU, H. und P. WALTER: Grundriß der Histologie und vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haussäugetiere. P. Parey, Berlin.- Hamburg 1967
- GRAY, E.G.: Axo-somatic and axo-dendritic synapses of the cerebral cortex: An electron microscope study. *J. Anat. (London)* 93, 420-433 (1959)
- GRIMMER, W.: Die Verteilung der Succinatdehydrogenase-Aktivität im Gehirn von *Maccaca mulata*. *Z. Anat. Entw.* 122, 414-440 (1961)

- GUREWITSCH, M. und G. BYCHOWSKY: Architektonik der Hirnrinde des Hundes.
J. Psychol. u. Neurol. 35, 283-300 (1928)
- GUREWITSCH, M. und CHATSCHATURIAN, A.: Zytoarchitektonik der Großhirnrinde bei Feliden.
Z. Anat. 87, 100-138 (1928)
- HAGER, H.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Struktur der sogenannten Grundsubstanz in der Groß- und Kleinhirnrinde der Säugetiere.
Arch. Psychiat. Nervenkr. 198, 574-600 (1959)
- HAMMARBERG, C.: Studien über Klinik und Pathologie der Idiotie, nebst Untersuchungen über die normale Anatomie der Hirnrinde.
Upsala 1895
- HAUG, H.: Die Membrana limitans gliae superficialis der Sehirnrinde der Katze.
Z. Zellforsch. 115, 79-87 (1971)
- HESS, A.: The ground substance of the central nervous system revealed by histochemical staining.
J. Comp. Neurol. 98, 69-92 (1953)
- HESS, H.H. and A. POPE: Intralaminar Distribution of ATPase in Rat cerebral cortex.
J. Neurochem. 3, 287-299 (1959)
- HOLTZMAN, E.: Lysosomes in the physiology and pathology of neurons. In: Lysosomes in Biology and Pathology, S. 192-212.
North-Holland Publishing Company, Amsterdam - London 1969
- HORSTMANN, E.: Die Strukturen der molekularen Schichten im Gehirn der Wirbeltiere.
Naturwissenschaften 44, 448 (1957)

- HORSTMANN, E.: Über die Frage der Grundsubstanz im Zentralnervensystem.
Verh. anat.Ges. (Jena) 55, 100-108 (1958)
- HORSTMANN, E.: Zur Frage des extracellulären Raumes im Zentralnervensystem.
Anat.Anz., Erg.-Bd. zu 105, 100-106 (1959)
- HORSTMANN, E. und H. MEVES: Die Feinstruktur des molekularen Rindengraues und ihre physiologische Bedeutung.
Z. Zellforsch. 49, 569-604 (1959)
- HUGON, J. and M. BORGERS: A direct lead method for the electron microscopic visualisation of alkaline phosphatase activity.
J. Histochem. Cytochem. 14, 429-432 (1966 a)
- HYDÉN, H.: The Neuron.
In: The Cell. Biochemistry, physiology, morphology.
Vol. 4, 215-323. Academic-Press, New York - London 1960
- JACOBSON, S.: Dimensions of the dendritic spine in the sensorimotor cortex of the rat, cat, squirrel monkey and man.
J. Comp. Neurol. 129, 49-58 (1967)
- JONES, E.G. and T.P.S. POWELL: Morphological variations in the dendritic spines of the neocortex.
J. Cell Sci. 5, 509-529 (1969)
- JONES, E.G. and E. REVELL: The postnatal development of the synapse: A morphological approach utilizing synaptosomes. I. General feature.
Z. Zellforsch. 111, 179-194 (1970)
- JONES, E.G. and E. REVELL: The postnatal development of the synapse: A morphological approach utilizing synaptosomes. II. Paramembranous densities.
Z. Zellforsch. 111, 195-208 (1970)

- JOHNSON, R. and M. ARMSTRONG JAMES: Morphology of superficial postnatal cerebral cortex with special reference to synapses.
Z. Zellforsch. 110, 540-558 (1970)
- KAISERMAN - ABRAMOFF, I.R. and A. PETERS: Some aspects of the morphology of Betz cells in the cerebral cortex of the cat.
Brain Res. 43, 2, 527-546 (1972)
- KALINA, M. and J.J. BUBIS: Histochemical studies on the distribution of acid phosphatases in neurons of sensory ganglia: light and electron microscopy.
Histochemie 14, 103-112 (1968)
- KAPPERS, A.: Vergleichende Anatomie des Nervensystems.
2 Bände, Haarlem 1921
- KERPEL - FRONIUS, S. and F. HAJÓS: A method for the Electron microscopic demonstration of Cytochromoxidase in fresh and formalin - prefixed tissue.
Histochem. 10, 216-233 (1967)
- KING, J.L.: Localisation of the motor area in the Sheep's brain by the histological method.
J. Comp. Neurol. 21, 311-321 (1911)
- KLEMPIN: Über die Architektonik der Großhirnrinde des Hundes.
J. Psychol. Neurol. 26, 1921
- KÖPPEN und LÖWENSTEIN: Die Großhirnrinde der Ungulaten und Carnivoren.
Mschr. Psychiatr. 1905
- KRAUS, C. und G. PILLERI: Zur Feinstruktur der großen Pyramidenzellen in der V. Cortexschicht der Cetaceen (Delphinus delphis und Balaenoptera borealis).
Z. Mikrosk. Anat. Forsch. 80, 1, 89-99 (1969)

- KRÖLLING, O. und H. GRAU: Lehrbuch der Histologie und vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere.
10. Aufl. Parey, Berlin - Hamburg 1960
- LANDACRE, F.L.: The major and the minor sulci of the brain of the sheep.
Ohio J.Sc. 30, 36-49 (1930)
- LIEDEL, K.: Zum histotopochemischen Vorkommen von Enzymen in sensiblen Ganglien; dargestellt am Ganglion semilunare des Rindes. I. Oxydoreductasen.
Gegenbaurs morph. Jahrb. 115, 361-394 (1970)
- LIEDEL, K.: Zum histotopochemischen Vorkommen von Enzymen in sensiblen Ganglien; dargestellt am Ganglion semilunare des Rindes. II. Hydrolasen.
Gegenbaurs morph. Jahrb. 117, 256-281 (1971)
- LORENZO, A.J.D. de: Electron microscopy of the cerebral cortex. I. The ultrastructure and histochemistry of synaptic junctions.
Bull. Johns Hopk. Hosp. 108, 258-267 (1961)
- LOOS, H. van der: Fine structure of synapses in the cerebral cortex.
Z. Zellforsch. 60, 815-825 (1963)
- LOOS, H. van der: Pyramidel cell synapses in neocortex.
Neurosc. Res. Progr. Bull. 3, 22-24 (1965)
- MEATH, J.A. and A. POPE: Histochemical distribution of indophenol oxidase and acid phosphatase in rat cortex.
Fed. Proc. 9, 206 (1950)
- MILLER, F. and G.E. PALADE: Lytic activities in renal protein absorption droplets.
J. Cell Biol. 23, 519-552 (1964)

MÖLBERT, E., F. DUSPIVA, O. v. DEIMLING: The demonstration of alkaline Phosphatase in the electron microscope. J. Biophys. Biochem. Cytol. 7, 387-390 (1960 b)

MOSES, H.L., A.S. ROSENTHAL, D.L. BEAVER and S.S. SCHUFFMAN: Lead ion and phosphatase histochemistry: II. Effect of adenosin triphosphate hydrolysis by lead ion on the histochemical localisation of adenosin triphosphatase activity. J. Histochem. Cytochem. 14, 702-710 (1966)

MUNGAI, J.M.: Dendritic patterns in the somatic sensory cortex of the cat. J. Anat. (London) 101, 403-418 (1967)

NACHLASS, M.M. and A.M. SELIGMAN: The histochemical demonstration of esterase. J. nat. Cancer Inst. 9, 415-425 (1949)

NAIDOO, D.: Adenosin triphosphatase: a neurohistochemical study. J. Histochem. Cytochem. 10, 731-740 (1962)

NIKLOWITZ, W. und I.J. BAK: Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Ammonshorn. I. Die normale Substruktur der Pyramidenzelle. Z. Zellforsch. 66, 529-547 (1965)

NOVIKOFF, A.B.: Enzyme Localisation and Ultrastructure of Neurons. In HYDÉN: The Neuron. Elsevier, Amsterdam - London - New York 1967

ORTMANN, R.: Die Chemoarchitektonik des Gehirns. Dtsch. med. Wschr. 86, 2063-2068 (1961)

OTSUKA, R. und R. HASSLER: Über Aufbau und Gliederung der corticalen Sehsphäre bei der Katze. Arch. Psychiat. Nervenkr. 203, 212-234 (1962)

- OVTCHAROFF, W. und R. GOSSRAU: Histochemie und Elektronenmikroskopie des Nucleus ruber des Huhnes (*Gallus domesticus*).
Histochemie 30, 73-81 (1972)
- PETERS, A. and J.R. KAISERMAN-ABRAMOFF: The small pyramidal neuron of the rat cerebral cortex. The synapses upon dendritic spines.
Z. Zellforsch. 100, 487-506 (1969)
- PETERS, A., S.L. PALAY, H.F. de WEBSTER: The fine structure of the nervous system.
Harper and Row, New York 1970
- PETERS, A.: The Fixation of the Central Nervous Tissue and the Analysis of Electron Micrographs of the Nucleus, with Special Reference to the Cerebral cortex.
In: Contemporary Research Methods in Neuroanatomy.
Ed. by Nauta and Ebner
Springer, New York - Heidelberg - Berlin 1970
- POMERAT, C.M., W.J. HENDELMAN, Ch.W. RAIBORN, J.F. MASSEY:
Dynamic Activities of Nervous Tissue in vitro.
In: HYDEN, H.: The Neuron.
Elsevier, Amsterdam - London - New York 1967
- RAWITZ, B.: Zur Kenntnis der Großhirnrinde des Menschen und einiger Säugetiere.
Z. Anat. 82, 122-141 (1927)
- REALE, E. und L. LUCIANO: Über intrazelluläre und extrazelluläre Lokalisierung der alkalischen Phosphatase.
Histochemie 10, 1-7 (1967 b)
- REALE, E. und L. LUCIANO: Kritische elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Lokalisation der Aktivität alkalischer Phosphatase im Hauptstück der Niere von Mäusen.
Histochemie 8, 302-314 (1967)

- RECHARDT, L. and A. KOKKO: Electron microscopic observations on the mitochondrial ATPase in the rat spinal cord. *Histochemie* 10, 278-286 (1967)
- ROBERTIS, E. de: Fine structure of synapses in the central nervous system.
Proc. Intern. Congr. Neuropathol., 4. Congr., München 1961, 35-38 (1962)
- ROBINS, E., SMITH, D.E., EYDT, K.M., McCAMAN, R.E.: The quantitative histochemistry of the cerebral cortex - II. Architectonic distribution of nine enzymes in the motor and visual cortices.
J. Neurochem. 1, 68-73 (1956)
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik.
16. Aufl., Oldenbourg Verlag, München - Wien 1968
- ROSE, J.E.: An cytoarchitectural Study of the Sheep Cortex.
J. Comp. Neurol. 76, 1-55 (1942)
- ROSENTHAL, A.S., H.L. MOSES, D.L. BEAVER, S.S. SCHUFFMAN: Lead ion and phosphatase histochemistry. I. Non-enzymatic hydrolysis of nucleosid phosphates by lead ion.
J. Histochem. Cytochem. 14, 698-701 (1966)
- SABATINI, D.D., K.G. BENSCH and R.J. BARNETT: Cytochemistry and electron microscopy. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation.
J. Cell Biol. 17, 19-58 (1963)
- SAJONSKI, H. und A. SMOLLICH: Mikroskopische Anatomie.
S. Hirzel Verlag, Leipzig 1972
- SARKISSOW, S.A. und N.N. BOGOLEPOW: Die submikroskopische Struktur der Synapsen. In: SARKISSOW, S.A.: Grundriß der Struktur und Funktion des Gehirns.
VEB Verlag Volk u. Gesundheit, Berlin 1967

- SCHIEBLER, T.H.: Über die Histochemie des Zentralnervensystems.
Materia Medica Nordmark 14, 631-651 (1962)
- SCHLAPP, M.G.: The microscopic structure of cortical areas in man and some mammals.
Publicat. of Cornell University II, 259-275 (1962)
- SCHNORR, B.: Cytochemische Untersuchungen über die alkalische Phosphatase im Vormagenepithel der Ziege.
Z. Zellforsch. 114, 175-192 (1971)
- SCHNORR, B.: Histochemische, elektronenmikroskopische und biochemische Untersuchungen über die ATPasen im Vormagenepithel der Ziege.
Z. Zellforsch. 114, 365-389 (1971 b)
- SHANTA, T.R., S.L. MANOCHA, G.H. BOURNE: Enzyme histochemistry of the mesenteric and dorsal root Ganglion cells of Cat and Squirrel Monkey.
Histochemie 10, 234-245 (1967)
- SHANTA, T.R., S.L. MANOCHA, G.H. BOURNE: Enzyme histochemistry of the cerebral cortex of squirrel monkey and rat.
Acta histocnem. (Jena) 30, 218-233 (1968)
- SHIMIZU, N.: Histochemical studies on the Phosphatase of the Nervous System.
J. Comp. Neurol. 93, 201-217 (1950)
- SHIMIZU, N. and N. MORIKAWA: Histochemical studies of succinic dehydrogenase of the brain of mice, rats, guinea pigs and rabbits.
J. Histochem. Cytochem. 5, 334-345 (1957)
- SIMPSON, S. and J.L. KING: Localisation of the motor area of the Sheep.
Quart. J. ex. Physiol. 4, 53-65 (1911)
- STEPHAN, H.: Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau des Hirnes von Wild- und Haustieren.
Zool. Jb., Abt. Anat. Ont. 71, 487-586 (1951)

- SYRING, A.: Die Verbreitung von Spezialzellen in der Großhirnrinde verschiedener Säugetiergruppen.
Z. Zellforsch. 45, 399-434 (1957)
- TEWARI, H.B. and G.H. BOURNE: On the histochemical demonstration of alkaline and acid phosphatases and simple esterase in the neurons and "boutons terminaux" of the cerebrum of the rat.
Anat. Departm., Emory Univ., Atlanta 1962
- THOMAS, E. and A.G.E. PEARSE: The fine localisation of dehydrogenase in the nervous system.
Histochemie 2, 266-282 (1961)
- TORACK, R.M. and R.J. BARNETT: Nucleosid phosphatase activity in membranous fine structures of neurons and glia.
J. Histochem. Cytochem. 11, 763-772 (1963)
- TORACK, R.M. and R.J. BARNETT: The fine structural localisation of nucleoside phosphatase activity in the blood brain barrier.
J. Neuropath. exp. Neurol. 23, 46-59 (1964)
- TORACK, R.M.: The extracellular space of rat brain following perfusion with glutaraldehyde and hydroxyadipaldehyde.
Z. Zellforsch. 66, 352-364 (1965)
- VOGT, O.: Zur anatomischen Gliederung des cortex cerebri.
J. Psychol. Neurol. 2, 160-180 (1903)
- VOGT, O.: Die neuen allgemeinen Feststellungen der Rindenarchitektonik.
Ber. über d. V. Kongr. f. exp. Psychol., Leipzig, 5, 247-256 (1912)
- VOGT, C. und O.: Allgemeine Ergebnisse unserer Hirnforschung.
J. Psychol. Neurol. 28 (1919)

VOLKMANN, R. v.: Vergleichende Untersuchungen an der Rinde
der "motorischen" und "Sehregion" von Nagetieren.
Anat.Anz. 61, Erg.H. (1926)

WOLFF, J.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über
Struktur und Gestalt von Astrozytenfortsätzen.
Z. Zellforsch. 66, 311-328 (1965)

Lebenslauf

Am 18. April 1941 wurde ich als dritter Sohn des Medizinalrates Dr. Hermann Hummel und seiner Ehefrau Henriette, geb. Thissen, in Schönlanke/Pommern, geboren. Nach der Flucht 1945 ließ sich mein Vater in Hünfeld als praktischer Arzt nieder. 1948 Einschulung in der Volksschule Hünfeld, 1952 Besuch des Wigbert-Gymnasiums, wo ich 1962 das Abitur ablegte. 1961 starb mein Vater. Nach dem Militärdienst 1964 Beginn des Studiums der Veterinärmedizin an der Justus Liebig-Universität Gießen, Staatsexamen und Approbation im Herbst 1971.

Seit April 1972 bin ich als wissenschaftlicher Bediensteter am Veterinär-Anatomischen Institut der Justus Liebig-Universität beschäftigt.

Für die Überlassung des Themas, vielseitige Anregungen und tatkräftige Unterstützung danke ich Herrn Prof. Dr. H. Goller. Allen Angehörigen des Institutes sei für ihre Hilfe gedankt.

